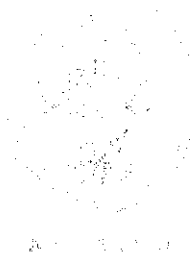


FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE
MADRID



ENTRADAS BIOLÓGICAS DE NITRÓGENO EN UN BOSQUE RIPARIO

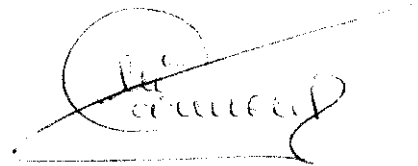
María del Carmen Pérez Hernández
1996



**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE
MADRID**

**ENTRADAS BIOLOGICAS DE NITROGENO EN UN
BOSQUE RIPARIO**

Memoria que para optar al Grado de
Doctor en Ciencias Biológicas presenta
D^a María del Carmen Pérez Hernández



Vº Bº El Director



Dr. D. Francisco Bermúdez de Castro y Naya

Esta Memoria ha sido realizada en el Departamento de Ecología de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid y en los laboratorios de la Universidad San Pablo (C.E.U.) bajo la dirección del Prof. Dr. D. Francisco Bermúdez de Castro y Naya a quien deseo agradecer la orientación e interés que han hecho posible este trabajo.

Asimismo, deseo expresar mi gratitud al profesor D. Ramón Hernández Verduzco por todas las facilidades dadas para el uso de los laboratorios de Montepíncipe, a la Dra. M^a Fe Schmitz por sus comentarios y sugerencias en el tratamiento de los resultados y a la Dra. Carmen Ascaso del Departamento de Geoquímica Mineral del Centro de Ciencias Medioambientales del Consejo Superior de Investigaciones Científicas por el uso de sus instalaciones.

De manera muy especial quiero expresar mi agradecimiento al profesor Francisco Javier Mejías Montes por el apoyo y fortaleza que me ha dado en aquellos momentos en que necesité un estímulo, por su ayuda constante en los trabajos de campo y por su colaboración a lo largo de todo el estudio.

También quiero agradecer a mis compañeros de laboratorio y a Epifanio García Ibañez su colaboración desinteresada, así como a todas las personas que de una forma u otra han intervenido en la elaboración de esta Memoria, en especial a mis padres por su ayuda en todo momento y a mis hijos por su alegría y empuje vital.

INDICE

	Página
1	INTRODUCCION
1	1
1.1	CICLO DEL NITROGENO
1	1
1.1.1	FIJACION BIOLOGICA DE NITROGENO
2	2
1.1.2	CICLO DEL NITROGENO EN BOSQUES CADUCIFOLIOS ...
5	5
1.1.2.1	DEGRADACION DE LA HOJARASCA
8	8
1.2	LAS ALISEDAS
9	9
1.2.1	DISTRIBUCION Y DESCRIPCION DEL ALISO
9	9
1.2.2	LAS ALISEDAS DE LA PENINSULA IBERICA
12	12
1.2.3	CICLO DEL NITROGENO EN ALISEDAS
14	14
1.3	OBJETIVOS Y PLAN DE TRABAJO
16	16
2	MATERIALES Y METODOS
18	18
2.1	RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE SUELO PARA ANALISIS FISICOS, QUIMICOS, MICROBIOLOGICOS Y ARA
18	18
2.2	RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE NODULOS
19	19
2.2.1	NODULOS DE <i>A. glutinosa</i>
19	19
2.2.2	NODULOS DE LEGUMINOSAS
19	19
2.3	RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE HOJAS, AMENTOS E INFRUTESCENCIAS DE ALISO
20	20
2.4	RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE HOJARASCA
20	20
2.4.1	EVALUACION DE LA CANTIDAD DE HOJA CAIDA
20	20
2.4.2	DESCOMPOSICION DE LA HOJARASCA
21	21
2.5	ANALISIS BIOQUIMICOS
21	21
2.5.1	DETERMINACION DEL ARA
21	21
2.5.2	DETERMINACION DE CLOROFILAS
22	22
2.6	ANALISIS FISICOS Y QUIMICOS
22	22
2.6.1	MEDIDA DEL pH
22	22
2.6.2	DETERMINACION DE LA HUMEDAD DE LOS SUELOS
22	22
2.6.3	DETERMINACION DEL NITROGENO TOTAL
22	22
2.6.4	DETERMINACION DEL NITROGENO AMONIO
23	23
2.6.5	DETERMINACION DEL NITROGENO NITRATO
23	23
2.6.6	DETERMINACION DEL CARBONO ORGANICO
24	24
2.7	ANALISIS MICROBIOLOGICOS
24	24
2.7.1	PREPARACION DEL EXTRACTO DE TIERRA
24	24
2.7.2	PREPARACION DE LA SOLUCION SALINA DE WINOGRADSKI
25	25

2.7.3	PREPARACION DE LA SOLUCION DE OLIGOELEMENTOS .	25
2.7.4	PREPARACION DE LOS MEDIOS DE CULTIVO SELECTIVOS PARA LOS GRUPOS FUNCIONALES	25
2.7.4.1	MEDIO DE CULTIVO PARA MICROORGANISMOS FIJADORES AEROBIOS	26
2.7.4.2	MEDIO DE CULTIVO PARA MICROORGANISMOS FIJADORES ANAEROBIOS	26
2.7.5	PREPARACION DE LAS SUSPENSIONES-DILUCIONES DE SUELO	26
2.7.6	CONDICIONES DE CULTIVO DE LOS GRUPOS FUNCIONALES ANALIZADOS	26
2.7.7	CALCULO DEL NMP	27
2.8	ESTIMACION DE PARAMETROS BIOLOGICOS Y AMBIENTALES	27
2.8.1	ESTIMACION DEL AREA FOLIAR	27
2.8.2	ESTIMACION DE LA LONGITUD DE LOS AMENTOS MASCULINOS Y DEL DIAMETRO MAYOR Y MENOR DE LAS INFRUTESCENCIAS	27
2.8.3	ESTIMACION DE LA TEMPERATURA	27
2.8.4	ESTIMACION DE LA INTENSIDAD LUMINOSA	28
2.8.5	ESTIMACION DE LA COBERTURA DE LAS LEGUMINOSAS	28
2.9	TRATAMIENTO DE LA INFORMACION	28
3	DESCRIPCION DE LA ZONA ESTUDIADA	30
3.1	LAS TIERRAS REGADAS POR EL SORBE	30
3.1.1	GEOLOGIA	30
3.1.2	EDAFOLOGIA	30
3.1.3	HIDROGEOGRAFIA	32
3.1.4	CLIMA	33
3.1.5	VEGETACION, CULTIVOS Y APROVECHAMIENTOS	34
3.2	EL BOSQUE RIPARIO DEL SORBE EN HUMANES	35
4	FIJACION SIMBIOTICA DE NITROGENO	40
4.1	FLUCTUACION MENSUAL DEL ARA EN <i>Alnus glutinosa</i>	40
4.2	FLUCTUACION MENSUAL DEL ARA EN LAS LEGUMINOSAS	50
4.3	FLUCTUACION DIARIA DEL ARA EN EJEMPLARES ARBUSTIVOS DE <i>Alnus glutinosa</i>	52
4.4	EVOLUCION DEL ARA EN <i>Alnus glutinosa</i> DURANTE LA PRIMAVERA	56
4.5	EVOLUCION DEL ARA EN LAS LEGUMINOSAS DURANTE LA PRIMAVERA	60
5	DEGRADACION DE LA HOJARASCA	64
5.1	VARIACIONES DE LA NECROMASA Y HUMEDAD DE LA HOJARASCA	64
5.2	VARIACIONES DEL CARBONO ORGANICO	73
5.3.	VARIACIONES DEL NITROGENO TOTAL	77
5.3.1	PORCENTAJE DE NITROGENO TOTAL ABSOLUTO	77
5.3.2	PORCENTAJE DE NITROGENO TOTAL RELATIVO	83
5.4	VARIACIONES DEL NITROGENO-AMONIO	88
5.5	VARIACIONES DEL NITROGENO-NITRATO	91
5.6	VARIACIONES DE LA RELACION C/N	95

6	INFLUENCIA DEL ARBOLADO SOBRE VARIABLES FISICAS, QUIMICAS Y BIOLOGICAS DEL SUELO ..	103
6.1	TENDENCIAS DE VARIACION DEL CONJUNTO DE OBSERVACIONES	107
6.2	ANALISIS DE LAS VARIABLES EDAFICAS	110
6.2.1	VARIACIONES DEL pH	110
6.2.2	VARIACIONES DE LA HUMEDAD EDAFICA	112
6.2.3	VARIACIONES DEL NITROGENO-AMONIO	114
6.2.4	VARIACIONES DEL NITROGENO-NITRATO.....	117
6.2.5	VARIACIONES DEL NITROGENO TOTAL	119
6.2.6	VARIACIONES DEL CARBONO ORGANICO	121
6.2.7	VARIACIONES DE LA RELACION C/N	124
6.2.8	VARIACIONES DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS	126
6.2.9	VARIACIONES DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANAEROBIOS	128
6.2.10	VARIACIONES DEL ARA	130
6.3.	FLUCTUACION DE LAS VARIABLES EDAFICAS	133
7	DISCUSION	134
8	CONCLUSIONES	141
9	BIBLIOGRAFIA	144

1

INTRODUCCION

1.1 CICLO DEL NITROGENO

Las interconversiones de los diferentes compuestos nitrogenados en la biosfera constituyen el ciclo del nitrógeno, en el que intervienen microorganismos, plantas y animales. Dentro de este ciclo, la fijación biológica de N_2 es un eslabón de gran importancia cualitativa y cuantitativa para la producción de los ecosistemas. Así, podemos destacar los sistemas simbióticos en que intervienen plantas en asociación con eubacterias del género *Rhizobium*, actinomicetales del género *Frankia* y cianobacterias de los géneros *Nostoc* y *Anabaena*. Si tenemos en cuenta que raramente una cosecha es capaz de beneficiarse de más del 50 % del nitrógeno aportado por un fertilizante nitrogenado, podemos calcular que 100 kg de nitrógeno fijado equivalen a unos 200 kg de abono nitrogenado (Beringer, 1984).

Se calcula que el aporte de nitrógeno necesario para mantener la fertilidad de las tierras de cultivo es superior a los 200 millones de toneladas de nitrógeno por año, siendo la fijación biológica y la adición de fertilizantes químicos las dos vías principales de suministro (Buendía-Clavería *et al.* 1989).

Como el resto de los nutrientes, el nitrógeno circula de manera cíclica yendo desde el medio abiótico al biótico y viceversa mediante los procesos metabólicos de muchos microorganismos. Las etapas principales que constituyen la fase edáfica del ciclo del nitrógeno son: mineralización (proteolisis y amonificación), nitrificación, desnitrificación y fijación de nitrógeno.

El nitrógeno retorna al suelo por las excretas, lecho de hojarasca y cadáveres, que con la ayuda de microorganismos diversos se degradan hasta $N-NH_4^+$ y $N-NO_3^-$, que serán nuevamente absorbidos por los vegetales. La mayor parte de este material, formado por plantas y animales muertos, sufrirá un largo ciclo de degradación antes de que el nitrógeno de los compuestos orgánicos del suelo y de los metabolitos microbianos sea liberado como nitrógeno mineral (Bernhard-Reversat, 1981). El producto inicial de la mineralización del nitrógeno orgánico es $N-NH_4^+$. La concentración de amonio en los sistemas biológicos está controlada por diversos factores como son: reacciones inmovilización-mineralización, actividad ureásica, nitrificación y lixiviado. Cuando se descomponen grandes cantidades de materia orgánica en el suelo, se generan áreas localizadas de pH alto y el amoniaco se volatiliza (Freney *et al.*, 1981).

La nitrificación es la oxidación biológica de nitrógeno amonio a nitrato vía nitrito. El resultado es la conversión de una forma catiónica relativamente inmóvil, $N-NH_4^+$, en una forma aniónica más móvil, $N-NO_3^-$ (Sahrawat, 1982). El nitrato formado tiende a perderse por desnitrificación y por lixiviado, pudiendo pasar a través del suelo y quedar fuera de la zona de absorción de las raíces.

La desnitrificación se realiza a través de una serie de etapas que reducen formas oxidadas de nitrógeno a productos gaseosos. Las condiciones del suelo requeridas para que se produzca son: poca aireación, un sustrato conveniente para el crecimiento microbiano, presencia de nitrato y organismos desnitrificantes. Intervienen en el proceso grupos de bacterias muy diversas bioquímica y taxonómicamente.

El balance del ciclo del nitrógeno se mantiene esencialmente por el aporte que representa la fijación de nitrógeno atmosférico, etapa reguladora del ciclo, en la que el nitrógeno de la atmósfera pasa a forma combinada, compensando así las pérdidas por desnitrificación, lixiviado y volatilización del amonio. Hay tres rutas:

1) La fijación espontánea, proceso que se produce de forma natural cuando descargas eléctricas de tormentas, radiación ultravioleta, rayos cósmicos, meteoritos, combustibles industriales e incendios, entre otras causas, proporcionan momentáneamente la energía requerida para originar óxidos de nitrógeno e incluso amoníaco, a partir del nitrógeno atmosférico.

2) La fijación industrial química, que produce amoníaco y fertilizantes nitrogenados a partir del nitrógeno del aire, con un gasto importante de energía.

3) La fijación biológica, que es la conversión de nitrógeno atmosférico en amoníaco por bacterias a temperatura y presión ambientales.

1.1.1 FIJACION BIOLOGICA DE NITROGENO

La fijación biológica de nitrógeno constituye la vía más importante de entrada de nitrógeno combinado (Söderlung y Svensson, 1976), regula todo el ciclo del nitrógeno y, junto con la fotosíntesis (Sellstedt, 1986), determina la producción de los ecosistemas.

Se trata de un proceso restringido a muy pocas especies de microorganismos quizá por su alto coste energético y su extrema sensibilidad al oxígeno, pero de extraordinaria importancia bioquímica, genética, microbiológica, agrícola (Castillo y Cárdenas, 1987) y forestal. Dichos microorganismos poco tienen en común. En efecto entre los más de 60 géneros conocidos se encuentran formas aerobias, facultativas y anaerobias, autótrofas y heterótrofas, con hábitats muy dispares, tanto terrestres como acuáticos, y con requerimientos ambientales de temperatura, aireación, humedad, pH, etc., muy heterogéneos (Rodríguez Barrueco *et al.*, 1985).

En todos los organismos fijadores de nitrógeno aerobios hay un requerimiento de oxígeno y una necesidad de proteger la nitrogenasa contra el daño que le ocasiona este oxígeno (Minchin, 1989) de manera que para protegerse, los sistemas fijadores de nitrógeno han desarrollado, en su evolución, una serie de estrategias anatómicas y fisiológicas para excluir total o parcialmente dicho gas de los lugares donde se lleva a cabo la fijación, entre las que cabe citar una mayor actividad respiratoria en los fijadores libres, heterocistos en cianobacterias y los nódulos radicales con leghemoglobina o con estructuras anatómicas encaminadas a dificultar la entrada de aire (Wong y Burris, 1972, Schwintzer *et al.*, 1982).

Los microorganismos fijadores de vida libre, si bien importantes en número, tienen un escaso rendimiento fijador, debido a que consumen mucha energía en el proceso y los sustratos necesarios para obtener tal energía son poco abundantes en su entorno. Los diazotrofos fotosintéticos pueden utilizar la energía solar para realizar la fijación biológica de

nitrógeno, razón por la cual las cianobacterias fijadoras son los microorganismos libres de mayor importancia ecológica, colonizan las zonas áridas, monopolizan prácticamente las regiones árticas y subárticas y son los principales fijadores de nitrógeno en los sistemas acuáticos (Rodríguez Barrueco *et al.*, 1985).

La fijación libre puede alcanzar cierta importancia en los suelos con niveles de materia orgánica que no supongan un factor limitante para el proceso reductor de nitrógeno, como han puesto de manifiesto los estudios realizados en suelo, rizosfera y restos vegetales de bosques (Silvester y Bennett, 1973; Roskoski, 1981; Maggs y Hewett, 1986). En este caso, la cantidad de nitrógeno fijado no depende de la densidad de posibles plantas huésped, sino del número de microambientes adecuados para el desarrollo de microorganismos diazotróficos de vida libre (Pérez Hernández *et al.*, 1989). También en lugares como los pastos oligotróficos semiáridos del centro de la Península Ibérica donde las entradas de nitrógeno son muy escasas, constituyen una vía de fertilización relativamente importante (Oliver y Bermúdez de Castro, 1996).

A concentraciones moderadas o altas, el nitrato y el amonio inhiben la fijación. El Mo, Fe, Ca y Co son críticos. La disponibilidad de fuentes de energía es un factor importante que limita la tasa y magnitud de la asimilación de nitrógeno por poblaciones heterótrofas. Así, al añadir azúcares simples, celulosa, paja o residuos vegetales con relaciones C/N altas, frecuentemente aumenta de manera marcada la transformación, ya sea en condiciones aeróbicas o anaeróbicas. La cantidad de nitrógeno ganado se relaciona con la cantidad de carbono agregado y con la temperatura (Alexander, 1980).

Azotobacter se encuentra mayormente en suelos con valores de pH por encima de 6.5, mientras que otras bacterias no simbióticas (*Bacillus polymyxa* y *Beijerinckia*) y algunas cianobacterias (*Anabaena* y *Nostoc*) pueden fijar nitrógeno a valores de pH por debajo de 4.0 (Granhall y Selander, 1973; Mulder y Brotonogoro, 1974). Se puede señalar como pH óptimo de fijación de N₂ en la mayoría de los suelos para *Azotobacter*, *Clostridium*, *Beijerinckia* y *Derrxia* 6.5-7. (Becking, 1961, Döbereiner y Campelo, 1971, Velasco y Lozano, 1979, Granhall, 1981).

La magnitud del proceso de fijación se incrementa conforme la humedad edáfica es más abundante hasta alcanzar el nivel óptimo. En la mayoría de los suelos que tengan una humedad adecuada, la tasa es más alta cuando el suelo es anaeróbico que cuando hay presencia de oxígeno. A bajas temperaturas, se evidencia muy poca actividad. La fijación se lleva a cabo a temperaturas moderadas y cesa a escasos grados por encima de la temperatura óptima (Alexander, 1980).

Si la capacidad de los heterótrofos de hacer uso del N₂ es limitada debido a las pequeñas cantidades de carbono disponibles, es posible creer que las raíces de las plantas que excretan moléculas orgánicas simples puedan mantener grandes poblaciones de bacterias que utilizan el N₂, lo que se confirma al observar que algunos pastos y cultivos crecen sorprendentemente bien sin adición de fertilizantes nitrogenados.

En los últimos 20 años se han publicado numerosos trabajos basados en el empleo de la técnica de reducción de acetileno para el examen de la actividad nitrogenásica en sistemas radicales. Así, se sabe que *Azotobacter* y *Beijerinckia* (Döbereiner, 1974; Döbereiner y Day, 1975) están asociados con raíces de pastos tropicales de *Paspalum notatum* y de caña de azúcar, respectivamente. En estudios posteriores llevados a cabo en Brasil (Döbereiner, 1977; Döbereiner, 1978) se encontró que *Azospirillum lipoferum* abunda en las raíces de sorgo, trigo y maíz. Posteriormente se ha descubierto que *Azospirillum brasilense* y especies de *Herbaspirillum*, *Acetobacter* y *Azoarcus* han sido aislados de la rizosfera de gramíneas tropicales (Döbereiner *et al.*, 1993). Otros investigadores han demostrado la existencia de

fijación en la rizosfera de angiospermas marinas como *Thalassia*, *Syringodium* y *Zostera* (Patriquin y Knowles, 1972).

Las asociaciones entre microorganismo fijador y planta admiten varios grados de interdependencia entre ambos simbioses desde la rizocenosis hasta las formaciones de estructuras especializadas como los nódulos radicales o caulinares. Son la respuesta de la planta a la invasión por el microorganismo. Aquí se reduce el nitrógeno atmosférico hasta amonio que es directamente asimilado por la planta y utilizado en la biosíntesis de sus proteínas.

Las plantas superiores forman este tipo de simbiosis con *Rhizobium*, *Frankia* y cianobacterias como *Nostoc* y *Anabaena* que también pueden vivir simbióticamente con hongos, helechos o en glándulas de la base foliar de *Gunnera*.

La simbiosis *Rhizobium*-leguminosa es la más conocida, aunque no todas las leguminosas examinadas forman nódulos. Por otra parte, *Rhizobium* también se ha encontrado en simbiosis con una ulmácea, *Parasponia* (Trinick, 1979).

El medio ambiente tiene una gran influencia y aunque la nodulación se produce a todas las temperaturas del suelo que tolera la planta, la abundancia de los nódulos se reduce en los extremos más fríos y más calientes. El fotoperiodo e intensidad de la luz también afectan al número de nódulos. La falta de luz tiende a disminuir el peso de los nódulos, mientras que la intensidad de luz elevada, pero no excesiva, y los niveles altos de CO₂ aumentan el número de nódulos. Efecto opuesto se observa después de las adiciones de nitrógeno, reduciéndose el número y peso de los nódulos (Alexander, 1980), e incluso concentraciones de nitrato por debajo de 1 mM inhiben en algún caso, la nodulación en leguminosas (Gibson y Jodan, 1983). En condiciones experimentales, Arrese-Igor *et al.*, (1989) encuentran que el nitrito es un inhibidor secundario de la fijación simbiótica de nitrógeno. La edad de la planta es inversamente proporcional a la densidad de nódulos (Kimow y Debron, 1989) y a la tasa de fijación (Nelson y Edic, 1988).

La actividad reductora de acetileno es máxima a pO₂ cercanas a los niveles atmosféricos, mientras que por debajo y por encima hay una disminución del ARA (Sevillano *et al.*, 1987).

Los pastos forrajeros y los cereales que crecen junto con las leguminosas se ven beneficiados con un alto nivel de compuestos nitrogenados y un aumento de la digestibilidad. El animal que come este pasto retiene sólo una pequeña parte del nitrógeno desechando el resto en forma de orina y heces; este nitrógeno devuelto al suelo se reutiliza por las plantas del pasto. Así se estima que la mitad o los 2/3 del nitrógeno fijado por la leguminosa se incorpora al suelo por la acción del ganado.

La simbiosis *Frankia*-planta no leguminosa es del tipo actinorriza. La mayor parte de las plantas actinorrizas son árboles y arbustos, casi todos colonizadores, de rápido crecimiento y algunos desempeñan un papel importante en la economía de nitrógeno en bosques templados. En los últimos 20 años se han descubierto nuevas plantas actinorrizas y no hay duda que con los nuevos estudios esta lista se extenderá más en un futuro próximo.

Alrededor de 200 especies, clasificadas en 24 géneros y 8 familias tienen como endosimbiontes fijadores de nitrógeno a actinomicetos del género *Frankia*, pero aquí solo vamos a detenernos en la que tiene a *Alnus* como planta huésped.

1.1.2 CICLO DEL NITROGENO EN BOSQUES CADUCIFOLIOS

La fijación biológica de nitrógeno ocurre en la mayoría de los ecosistemas forestales (Gordon, 1983). Los bosques caducifolios templados ocupan, según algunas estimaciones, 7×10^6 km² de la superficie de la tierra y contienen el 11% de la masa de plantas que se encuentra en la biosfera (Whittaker, 1975).

La mayor parte del nitrógeno es reciclado dentro del sistema suelo-planta-microorganismo (figura 1.1), de manera que es poca la cantidad que procede directamente de la fijación biológica de nitrógeno. La vegetación transfiere el nitrógeno al suelo, principalmente, en forma orgánica y como las plantas lo captan en forma inorgánica, la mineralización es un proceso clave en el ciclo de este bioelemento. Frazer *et al.*, (1990) encuentran que la mineralización en bosques caducifolios de U.S.A. se produce principalmente durante la primavera y Power (1990) determina que la actividad mayor se detecta sobre la capa de hojarasca. Una vez que está en forma inorgánica, principalmente amonio o nitrato, ocurren una serie de procesos que se muestran en la figura 1.2 (Vitousek y Melillo, 1979):

1) La inmovilización de amonio por microorganismos, pues la descomposición de restos ricos en carbono, frecuentemente, supone la translocación de grandes cantidades de nitrógeno del suelo hacia la necromasa que se descompone.

2) La vegetación captura el amonio, proceso muy importante en bosques caducifolios de edad intermedia.

3) Las arcillas del suelo fijan amonio.

4) La volatilización del amonio, que puede representar una pérdida importante de nitrógeno en suelos básicos o cercanos a la neutralidad (Fenn y Kissel, 1976).

5) El amonio se acumula en el suelo, lo que ocurre si los otros procesos no son cuantitativamente importantes y si la nitrificación es baja. Así, se ha podido observar (Melillo, 1977) que la cantidad de amonio en el suelo durante la estación inactiva de la vegetación puede ser varias veces mayor que durante la estación de crecimiento.

6) El amonio se oxida a nitrato, proceso en el que influyen factores bióticos y abióticos. Las tasas más rápidas de nitrificación ocurren en suelos ricos en bases o cerca de la neutralidad, aunque también se da en suelos pobres en nutrientes. Las tasas de nitrificación bajas pueden responder a tres mecanismos bióticos: la competencia entre los complejos raíz-micorriza y nitrificantes por el sustrato (Johnson y Edwards, 1978), la inhibición de la nitrificación por compuestos secundarios de la planta (Rice, 1974) y la competencia entre nitrificantes, complejos raíz-micorriza y heterótrofos por el fósforo disponible, cuando se encuentra en niveles bajos (Purchase, 1974 a, b).

Durante el proceso de conversión del amonio en nitrato en suelos ácidos, parte del nitrógeno se volatiliza y se pierde como N₂O (Bremner y Blackmen, 1978).

El ión nitrato, al igual que el amonio, está afectado por una serie de procesos edáficos, entre los que la captación del nitrato y la inmovilización son los más frecuentes. Pero también puede ocurrir que el nitrato se reduzca a amonio por un proceso de reducción no asimilatoria, aunque no está bien estudiado en ecosistemas forestales; se retenga en el suelo por un proceso de intercambio de amonio, poco importante en los bosques, y se acumule en el suelo por falta de agua que le mueva a otras zonas más profundas.

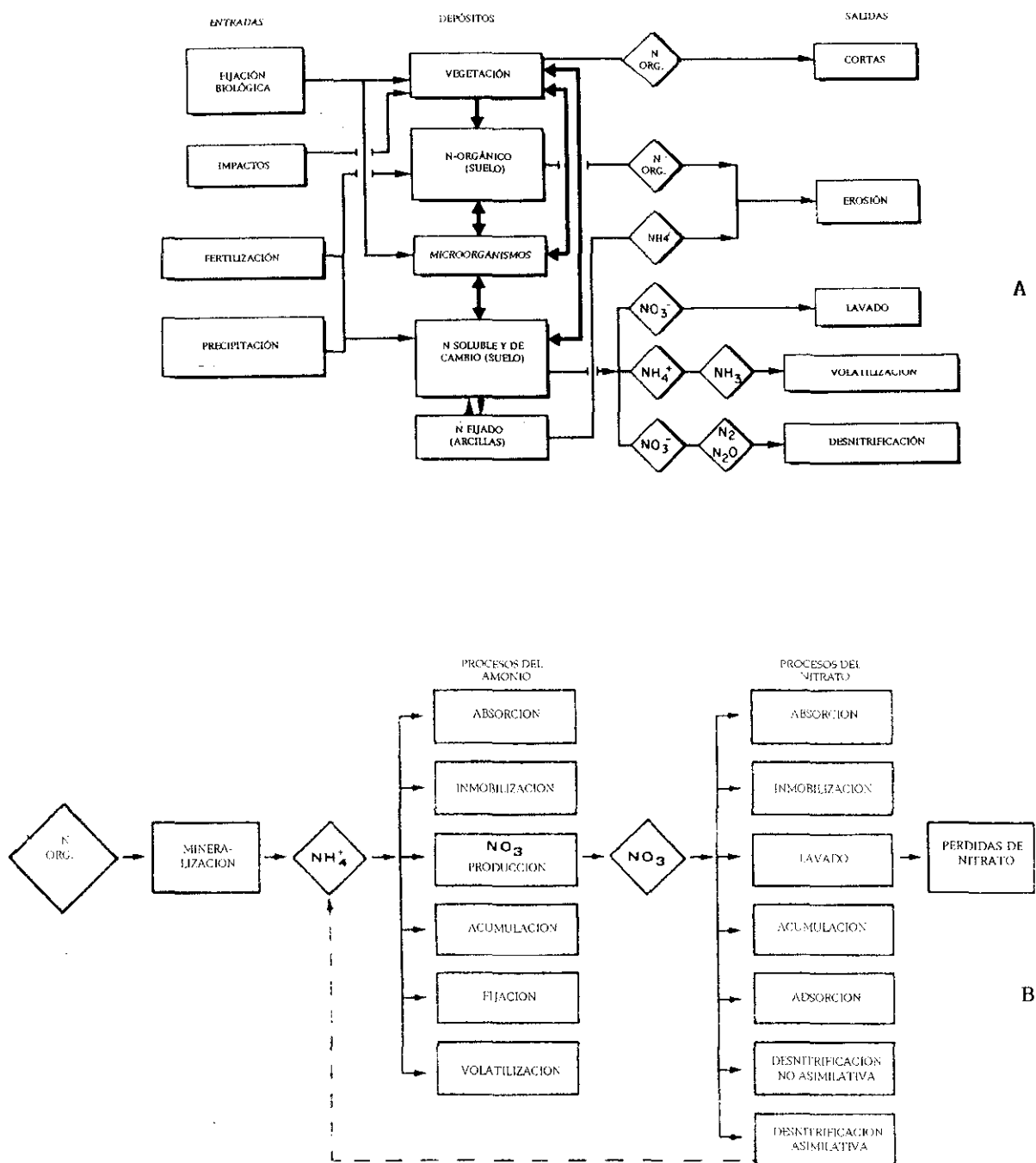


Figura 1.1. A: Diagrama de flujo del ciclo del nitrógeno en un bosque (Melillo, 1981); B: Procesos que afectan al amonio y al nitrato en suelos forestales (Vitousek y Melillo, 1979)

Los bosques caducifolios son acumuladores de nitrógeno pues las entradas superan a las salidas. Las pérdidas de nitrógeno por erosión y lixiviado son bajas, mientras que en algunos bosques se ha identificado la desnitrificación como la vía principal de salida.

La cantidad de nitrógeno que entra por las precipitaciones está en función de la proximidad del ecosistema a zonas que tengan una actividad industrial y agrícola importantes (Henderson y Harris, 1975). Por otra parte las copas de los árboles pueden aumentar estas entradas debido al impacto de aerosoles y a la absorción de gases en superficie. En cuanto a la fijación biológica de nitrógeno podemos decir que, en general, es un proceso de poca importancia en la mayoría de los bosques caducifolios, excepto en los que abundan las plantas actinorrizas.

Las plantas fijadoras de nitrógeno en los montes europeos son escasas. En los bosques finlandeses, por ejemplo, solo hay dos leguminosas relativamente comunes, *Lathyrus vernus* y *Vicia silvatica*, las cuales crecen en solitario en los mejores lugares y nunca forman comunidades densas. En Europa Occidental y Central, existen más leguminosas (*Cytisus* sp., *Genista* sp., *Ulex* sp., ...) pero los alisos son las especies fijadoras de nitrógeno más importantes de los bosques europeos. *Alnus incana* tiene gran importancia en la colonización de suelos creando el primer humus y las primeras reservas de nitrógeno. *A. viridis*, desempeña un papel similar en zonas montañosas de Europa Central, mientras que *A. glutinosa* está más restringido a lugares húmedos; otras especies actinorrizas europeas (*Myrica gale*, *Hippophae rhamnoides*, *Elaeagnus* sp.), ordinariamente, no pertenecen a la vegetación del bosque caducifolio (Mikola *et al.* 1983).

El papel que desempeñan las bacterias fijadoras de nitrógeno de vida libre es poco importante. Su actividad está restringida por una acidez alta, bajas temperaturas y otros factores desfavorables del suelo. Sprent y Sprent (1990) opinan que la fijación libre no aporta más de 1 kg de N_2 ha⁻¹ año⁻¹ en diferentes ecosistemas forestales de Europa.

Las entradas de nitrógeno a los bosques por fijación no simbiótica son bajas comparadas con la fijación simbiótica en estados sucesionales tempranos del crecimiento del bosque, pero pueden ser significativas contribuyendo a reponer la pérdida de nitrógeno producida por perturbaciones tales como el fuego (Maggs y Hewett, 1986).

Más importantes que las bacterias de vida libre son las simbióticas y asociadas. Las cianobacterias simbióticas son componentes de los líquenes fijadores de nitrógeno (Henriksson, 1980) cuya importancia en un bosque puede ser grande (Monsalve, comunicación personal). Otras bacterias viven asociadas con musgos o a la rizosfera de gramineas. La fijación de nitrógeno en la rizosfera parece estar restringida puesto que las superficies de las partes más jóvenes de los sistemas radicales están, normalmente, libres de bacterias por la existencia de micorrizas (Bond, 1983).

Granhall y Lindberg (1980) midieron la tasa anual de fijación en un bosque de pinos y píceas de Suecia Central siendo de 0.2 - 0.3 kg ha⁻¹ y 3.8 kg ha⁻¹ respectivamente, tasas algo mayores se han obtenido en bosques templados caducifolios (Eregova y Kalininskaya, 1981). Aunque las cantidades no son grandes, aparentemente son suficientes, junto con el nitrógeno que devuelve el agua de lluvia, para compensar y hasta sobrepasar las pérdidas.

La materia orgánica del suelo es la principal fuente de nitrógeno para las plantas. Parte del nitrógeno que toman los árboles a través de sus raíces, vuelve al suelo con los restos vegetales y, de este modo, el nitrógeno está continuamente circulando en el ecosistema. Dependiendo de las condiciones climatológicas y edáficas, y de las especies y edades de los árboles, la cantidad de nitrógeno anual que absorben varía entre 34 y 123 kg ha⁻¹, de la cual 22-

79 kg se devuelve al suelo con los restos vegetales y 8-44 kg se retiene con la biomasa (Duvigneaud y Denaeyer-De Smet, 1970).

Antes de la senescencia de las hojas, una parte del nitrógeno que se encuentra en ellas se transloca a los lugares de almacenamiento de la planta; en la primavera siguiente el nitrógeno retrocede a las hojas otra vez. Este proceso de retranslocación hace que los árboles caducifolios tengan, durante el periodo de crecimiento crítico al inicio de la primavera, un grado de independencia nutricional para el nitrógeno, y promueve la conservación de nitrógeno en el ecosistema por dos vías, reduciendo la cantidad que entra del suelo y que podría perderse por lixiviado, desnitrificación desasimilatoria o volatilización, y promoviendo la inmovilización debido a la cantidad de carbono que se transporta, junto con el nitrógeno, desde la planta al suelo (Melillo, 1981).

1.1.2.1 DEGRADACION DE LA HOJARASCA

En los últimos años muchos investigadores han tratado de cuantificar la cantidad de hoja caída y otros restos vegetales, así como su tasa de descomposición, por ser una vía importante para la transferencia de los restos vegetales y minerales a la superficie del suelo en los montes (Aber *et al.*, 1984).

La cantidad de materia orgánica presente en el suelo de un bosque es una función del balance entre la producción de restos vegetales y sus tasas de descomposición (McClaugherty *et al.*, 1984). La producción de hojarasca y su tasa de descomposición es conocida en una gran variedad de ecosistemas forestales. Las dinámicas seguidas por la materia orgánica y los nutrientes, particularmente el nitrógeno, durante la descomposición de la hojarasca se ha relacionado con la composición química de esta última (Fogel y Cromack, 1977; Heal *et al.*, 1978; Berg y Staaf, 1980; Melillo *et al.*, 1982), con el clima (Bunnell *et al.*, 1977; Meentemeyer, 1978), con la disponibilidad de nutrientes exógenos (Kaushik y Hynes, 1971) y con la diversidad de la fauna edáfica (Aranda *et al.*, 1990). La conclusión general es que las condiciones que aumentan el crecimiento microbiano o su actividad aceleran la descomposición (Singh y Gupta, 1977; Swift *et al.*, 1979).

La mayor parte del nitrógeno tomado por los vegetales es devuelto al suelo en forma orgánica por medio de la hojarasca que constituye un depósito de materia y energía para los microorganismos edáficos.

La descomposición de los restos vegetales está controlada en gran parte por su humedad, temperatura y composición, sin embargo la relación C/N desempeña un papel más importante en la determinación de la tasa de descomposición que la temperatura o la humedad de la hojarasca, si bien el papel de éstas es significativo (Sharma y Ambasht, 1987). El cociente C/N al expresar el contenido de nitrógeno de la materia orgánica que se puede degradar, se utiliza con frecuencia para indicar el grado de descomposición. Un aporte de mucho nitrógeno o relación C/N baja, será rápidamente mineralizado mientras que un sustrato pobre en nitrógeno o cociente C/N alto, tiene una mineralización muy lenta (Adams y Attiwill, 1982).

La lluvia constituye una vía de enriquecimiento del suelo en nitrógeno al lavar la superficie externa de hojas, ramas y troncos. Así, en el caso del aliso, el agua de lluvia contiene de dos a diez veces más nitrógeno que el agua caída fuera del dosel de los árboles (Bollen y Lu, 1968).

Como ya hemos visto parte del nitrógeno inorgánico producido durante el proceso de mineralización es consumido por los microorganismos del suelo produciéndose el proceso de

inmovilización. Rosswall (1976) ha estimado que en el sistema global suelo-planta, el proceso de inmovilización es responsable del destino de más de la mitad de la mineralización bruta anual y Aber *et al* (1978) han estimado que aproximadamente un tercio de la cantidad anual total del nitrógeno mineralizado durante el transcurso de un año es inmovilizado durante ese año.

1.2 LAS ALISEDAS

1.2.1 DISTRIBUCION Y DESCRIPCION DEL ALISO

Las 39 especies del género *Alnus* (Bond, 1983) son las más representativas de las plantas actinorrizas. Se distribuyen por Europa, Asia, África y América, pero únicamente el aliso común europeo (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) aparece ampliamente representado en la Península Ibérica, sobre todo en el Norte y Noroeste, aunque también se han encontrado importantes alisedas en lugares del Sur y del Centro como el Noroeste de Guadalajara (Schmitz y Bermúdez de Castro, 1982), en la cuenca del río Alberche, en las provincias de Madrid, Avila y Toledo (Merino y Bermúdez de Castro, 1982), en el río Guadalix, Madrid (Bermúdez de Castro *et al.*, 1983) y en el valle del río Lozoya, Madrid (Pérez Hernández, 1985). Falta en las comarcas áridas surorientales. Por el Norte de Europa llega hasta el golfo de Botnia y en su recorrido hasta la cuenca del Mediterráneo alcanza las Islas Británicas (Rodríguez-Barrueco, 1968). Aparece en Siberia Occidental, Caucaso, Norte de Persia, Norte de Anatolia y extremo Noroeste de África y ha sido introducido en Norteamérica y en El Cabo (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979) y en Argentina, donde no ha prosperado (Bermúdez de Castro, comunicación personal).

Se han establecido variedades por la forma de las hojas. La *denticulata* Regel (figura 1.2), de hojas trasovadas o trasovado-elípticas, poco o nada escotadas en el ápice, denticuladas muy regularmente, con mechones de pelos en las axilas de los nervios en el envés y con piñas mayores que en el tipo, dos o tres por racimo, se extiende por el Suroeste de Asia, Italia, Córcega, España y Noroeste de África. Es clásica de los alcornocales de Cadiz-Málaga, en sierras de areniscas oligocenas, donde presenta formas de hoja con peciolo y envés pubescente, a veces también del haz (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979).

Se conocen diversas variedades interesantes como ornamentales. Las dos principales son *Alnus glutinosa laciniata* Hort., con hojas profundamente recortadas y *A. glutinosa imperialis (asplenifolia)* Hort., con hojas completamente recortadas, en tiras (Mottet y Hamm (1970).

Es un árbol caducifolio con forma piramidal que puede alcanzar más de 20 m de altura y también presenta forma arbustiva apiñada (Mitchell, 1979). El sistema radical es somero, fuerte, bien ramificado, sobre todo en suelos húmedos y de poco fondo. Tronco derecho, cilíndrico y lleno, bastante limpio. Corteza lisa, brillante, pardo verdosa en los jóvenes, con lenticelas blancas; en los viejos oscura agrietada longitudinalmente, escamosa, delgada con relación al grosor. Yemas gruesas, aovadas u oblongas, obtusas, sobre pedicelos gruesos, lampiñas, glaucas, viscosas, recubiertas por 2-3 escamas de cilios marginales, de los que la exterior envuelve a las restantes.

Hojas simples, alternas, cuneiformes y enteras en la base, sinuoso-dentadas o doblemente dentadas en el resto del margen, verdes en las dos caras, más pálidas en el envés.



Figura 1.2. A: ramita con hojas e inflorescencias masculinas y femeninas; B: fructificación en forma de pequeños conos; C: bráctea de un cono con semilla; D: nódulos recogidos en la aliseda de Humanes.

Flores monoicas. Los amentos de ambos sexos aparecen en el ápice de las mismas ramillas. Amentos masculinos largos, cilíndricos, colgantes, con escamas aovadas cada una de las cuales cubre tres flores, flor con un involucro verdoso de cuatro divisiones y 4 estambres de filamentos cortos y anteras indivisas. Amentos femeninos erectos, al parecer pequeños subcilíndricos, verdes; al desarrollarse oblongos u ovoideos, purpúreos, con escamas subdeltoideas, flor sin involucro constituida por un ovario sentado, bicarpelar coronado por estigmas rojizos filiformes. Los amentos fructíferos, lignificados, son pedunculados, aovado-oblongos, obtusos, con aspecto de piñas pequeñas, pardo-oscuros. Los frutos trasovados, angulosos, comprimidos, rojizos o pardos, llevan bordeando la semilla un tejido aerífero que facilita la difusión pudiendo quedar suspendidos en el aire por espacio de un mes (figura 1.2).

Florece de febrero a marzo, a fin del invierno o comienzo de la primavera. Los amentos fecundados engrosan en el verano y se lignifican en el otoño. La maduración tiene lugar en Septiembre-Octubre y aún en Agosto o Julio en las zonas más cálidas del Sur y Suroeste. Disemina en otoño o principios de primavera, permaneciendo en el árbol otro año las piñitas vacías.

El aliso es un árbol que asume multitud de funciones beneficiosas donde crece, pero el papel más importante se deriva de su capacidad fijadora de nitrógeno atmosférico en simbiosis con actinomicetos del género *Frankia* (Beckin, 1974) que se alojan en los nódulos radicales. En *A. glutinosa* los nódulos pueden aparecer en gruesos racimos cerebroides (figura 1.2.) mayores de 10 cm de circunferencia cuando están sobre las raíces gruesas de varios años y aislados o reunidos en pocos lóbulos de 2-3 mm de diámetro cuando salen de raíces delgadas y jóvenes. Los nódulos más jóvenes son de color anaranjado oscureciéndose a castaño más o menos intenso. Los racimos grandes presentan color castaño oscuro (Merino y Bermúdez de Castro, 1982).

No forma verdaderos montes, presentándose salpicado o en pequeños grupos, en riveras, trampales y lugares húmedos; las alisedas o vernedas son rodales, galerías y orlas junto a los ríos, arroyos o lagunas, donde llega a vivir parcialmente sumergido. Se mezcla con árboles de riberas y vaguadas húmedas, y aparece en nuestros montes en compañía de fresnos, chopos, sauces, arces, cerezos, serbales, arraclaranes, acebos, olivos, tilos, robles, álamos, helechos, madreselvas, etc.. En las gargantas de Algeciras se mezcla con el rododendro y ojaranzo (*Rhododendron ponticum*), el madroño y el brezo blanco (*Erica arborea*).

Indiferente en cuanto a la naturaleza del sustrato, requiere suelos sueltos y fértiles, con abundancia de limos y con humedad permanente, mejor con aguas renovadas o corrientes. Aparece con mayor abundancia en suelos silíceos, o mejor, en suelos ácidos o neutros, aunque Bermúdez de Castro *et al.*, (1976) han encontrado alisedas en bosque o galería a pH entre 6.0 y 8.3 en las provincias de Lugo, Pontevedra, Orense, León, Cáceres, Valladolid y Palencia.

En el Centro y Norte de Europa es de valles de poca altitud. Aquí vive desde el nivel del mar hasta 1200-1300 m, a veces más, pero entonces tiene porte frutescente o achaparrado. Disponiendo de agua en el suelo soporta fuertes calores (40°C) y en invierno, sin hojas, mínimas de -30°C. Es de crecimiento rápido y longevidad media, y rara vez sobrepasa el siglo. El grupo de los alisos comienza a encontrarse al principio del Terciario. *A. glutinosa* parece ser del Mioceno, con formas próximas en el Oligoceno (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979).

De madera blanco-amarillenta, al cortarla rápidamente toma un vivo color rojo ladrillo o carmín, más pronto en tiempo húmedo, bajando de tono al ir secándose el corte, hasta quedar de un tono rosa claro o algo anaranjado. Se trabaja y pulimenta con facilidad y toma bien la tinción, empleándose con mucha frecuencia para imitar el ébano y aún la caoba, aunque no se presta a confusión, ya que no posee ni el veteado de ésta, ni la densidad y la dureza de aquel.

La leña del aliso da mucho calor, pero arde muy pronto, el carbón es mediocre y se utilizó para hacer pólvora. La corteza contiene hasta 0.16-0.17% de taninos y se emplea como curtiente, especialmente en Andalucía; en el Norte de Europa se obtienen con sus taninos cueros amarillo-rojizos. Tiene también aplicaciones en tintorerías; con sulfato de hierro se obtiene un colorante negro de empleo clásico para teñir los fieltros de sombrerería en negro o en gris (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979).

La corteza se usa en veterinaria como astringente y es muy eficaz contra los piojos de gallineros y palomares. Con las hojas y la corteza se hacen remedios populares para atajar diversas dolencias (Font Quer, 1973). Las hojas tienen aplicación farmacológica por ser sudoríficas, diuréticas y vermífugas, y la corteza por ser astringente, tónica y febrífuga que se emplea en cocimientos, lociones, cataplasmas, gargarismos y bebidas. Para estos usos la corteza se arranca en febrero, antes de la subida de la savia (Ceballos y Ruiz de la Torre, 1979).

Los alisos tienen importancia forestal por vivir en sitios pantanosos donde hasta los sauces vegetan mal. Los nódulos de sus raíces les permiten colonizar suelos pobres y los preparan para que se instalen plantas más exigentes, por ello desempeñan una función muy importante en etapas de madurez baja, tanto en sucesiones primarias como secundarias (Bermúdez de Castro, 1988) y en este sentido se recomienda su empleo para recuperar suelos degradados (Bermúdez de Castro *et al.*, 1988).

Se utilizan en Centroeuropa en barreras cortavientos en mezcla con robles y otros árboles; el aliso común fue de las primeras especies que se emplearon para fijar dunas en los países centroeuropeos, aunque sin éxito. Es poco decorativo, pero se emplea a veces en macizos o grupos al borde de estanques y arroyos en los parques. Para todas estas aplicaciones puede multiplicarse por semilla o bien por varetas enterradas, brotadas y enraizadas que dan con sus brotes otras tantas plantitas.

1.2.2 LAS ALISADAS DE LA PENINSULA IBERICA

Las alisedas de *A. glutinosa* que aparecen por la Península Ibérica se pueden dividir, siguiendo a Aramburu (1989) en 5 grupos:

1. Alisedas eutróficas, que se encuentran en la franja litoral de la España húmeda. Antaño eran muy extensas, pero hoy día están reducidas a hileras de árboles, a veces mezclados con *Platanus x hybrida* y *Populus x canadensis*, bordeando prados y cultivos. Acompañan también a cauces fluviales encajados por su condición de colonizador vigoroso de taludes y descarnaduras en terrenos arcillosos que no siempre son lugares adecuados para el desarrollo de una aliseda madura. Frecuentemente se juntan con fresnos y robles y llevan especies propias de bosques eutrofos, con estrato herbáceo muy variado con grandes hierbas e incluso megaforbios montanos. Pueden llegar a tener más de 140 especies acompañantes, entre las que destacan: *Fraxinus excelsior* L., *Carex pendule* Hudson, *C. remota* L., *Hypericum androsaemum* L., *Scrophularia auriculata* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Bromus ramosus* Hudson, *Ranunculus repens* L., *R. ficaria* L., *Cardamine raphanifolia* Pourr., *Lathraea clandestina* L., *Asplenium scolopendrium* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Hesperis matronalis* L., *Silene dioica* (L.) Clairv., *Symphytum tuberosum* L., *Chaerophyllum hirsutum* L., *Glechoma hederacea* L., *Angelica sylvestris* L., *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) Beauv., *Corylus avellana* L., *Salix atrocinerea* Brot., *S. alba* L., *S. triandra* L., *S. purpurea* L., *Cornus sanguinea* L., *Frangula alnus* Miller, *Hedera helix* L., *Tamus communis* L., *Humulus lupulus* L., *Valeriana pyrenaica* L., *Geranium phaeum* L., y de forma constante las nitrófilas *Urtica dioica* L., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cav. et Grand., *Lamium maculatum* L., *Rubus glandulosus* Bellardi y *R. ulmifolius* Schott. Se encuentran también *Mentha aquatica* L.,

Geranium robertianum L., *Saxifraga hirsuta* L., *Geum urbanum* L., *Senecio aquaticus* Hill., *Mercurialis perennis* L., *Polystichum setiferum* (Forsk.) Woynar, *Dryopteris affinis*, *Equisetum* spp., *Carex sylvatica* Hudson, *Cardamine pratensis* L., *Scrophularia alpestris* Gay ex Benth., *Primula elatior* (L.) Hill., *Arum italicum* Miller, *Daphne laureola* L., *Lamiastrum galeobdolon* (L.) Ehr. et Polats. y *Scilla lilio-hyacinthus* L.

Estas alisedas se asocian con prados juncuales muy productivos que soportan explotaciones ganaderas, y con huertas y cultivos de forrajeras, verduras y legumbres. Su valor e interés naturalístico es considerable tanto por la riqueza de su flora como por la función amortiguadora que ejercen sobre las grandes avenidas de agua.

2. Alisedas oligotróficas montanas, asentadas en arroyos, turberas y tremedales de montañas silíceas. Difieren de las eutrofas de valle por la agrupación vegetal y por la poca importancia paisajística que tienen actualmente. Casi todas las plantas del sotobosque son calcífugas y acidófilas. Destacan: *Salix atrocinerea* Brot., *Carex laevigata* Sm., *Osmunda regalis* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Oreopteris limbosperma*, *Blechnum spicant* (L.) Roth., *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *Lysimachia nemorum* L., *Nahlenbergia hederacea* y *Scutellaria minor* Hudson.

3. Alisedas de transición, que se encuentran en valles subatlánticos adaptadas a las condiciones de encharcamiento permanente que se producen junto a ríos caudalosos. Se denominan de transición porque se encuentran entre los tramos superiores de los ríos, en alta montaña, en lugares de humedad alta tanto ambiental como edáfica y los tramos finales de los ríos con atmósfera mucho más seca, a donde llegan las plantas que suben de las llanuras y las que bajan de las cumbres. Los lugares que ocupan tienen una continentalidad moderada, con veranos cálidos y secos e inviernos fríos, y plantas propias que no existen en comarcas vecinas. En su composición florística destacan un conjunto de plantas que mejor las caracterizan como: *Crataegus laevigata* (Poiret) DC., *Colchicum autumnale* L., *Thalictrum flavum* L., *Anemone ranunculoides* L., *Aconitum napellus* L., *Ornithogalum pyrenaicum* L. y *Ranunculus auricomus* L. También aparecen: *Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre* L., *Quercus robur* L., *Populus nigra* L., *Ulmus minor* Miller, *Salix atrocinerea* Brot., *S. triandra* L., *S. alba* L., *Ligustrum vulgare* L., *Cornus sanguinea* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Corylus avellana* L., *Euonymus europaeus* L., *Sambucus nigra* L., *Rhamnus catharticus* L., *Lonicera xylosteum* L., *Viburnum opulus* L., *Hedera helix* L., *Rubus ulmifolius* Schott, *Clematis vitalba* L., *Tamus communis* L., *Lonicera peryclimenum* L., *Rubia peregrina* L., *Bryonia dioica* Jacq., *Narcissus pseudonarcissus* L., *Ruscus aculeatus* L., *Humulus lupulus* L., *Carex pendula* Hudson, *Primula elatior* (L.) Hill., *Symphytum tuberosum* L., *Ranunculus ficaria* L., *R. repens* L., *Arum italicum* Miller, *Euphorbia amygdaloides* L., *Isopyrum thalictroides* L., *Allium ursinum* L., *Aconitum lamarckii* Reich., *Valeriana pyrenaica* L., *Lathraea clandestina* L., *Ajuga reptans* L., *Glechoma hederacea* L., *Fritillaria pyrenaica* L., *Narcissus minor* L., *Geum urbanum* L., *Angelica sylvestris* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Iris foetidissima* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.

Muchas de estas plantas pertenecen a robledales eutrofos que se introducen en la aliseda por el suelo húmedo y fértil.

4. Alisedas acidófilas, que aparecen en montañas y valles altos de transición, en los dominios del melojar, sobre terrenos arenosos, bordeando manantiales y arroyos de aguas ácidas. En estos lugares, a la sombra, sobre suelos fangosos con herbáceas exuberantes domina el aliso entre algunos ejemplares de roble y abedul. Como plantas más significativas hay que señalar: *Quercus robur* L., *Betula pendula* Roth., *Salix atrocinerea* Brot., *Viburnum opulus* L., *Frangula alnus* Miller, *Sparganium erectum* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs., *Juncus effusus* L., *Scrophularia auriculata* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Angelica sylvestris* L., *Poa trivialis* L., *Ranunculus repens* L., *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó e *Hydrocotyle vulgaris* L.

5. **Alameda-aliseda mediterránea**, que se encuentran en valles submediterráneos y mediterráneos, en riberas de ríos con suelos de aluvión fértiles que después de talas se convierten en huertas, viñedos o choperas. Cabe destacar la presencia de rebaños de ovejas y cabras que ramonean el sotobosque y aportan nitrógeno y nutrientes exógenos y el impacto directo del hombre que busca el frescor de la aliseda en los días calurosos del verano. En los lugares frecuentados por el hombre y los animales aumenta la nitrificación y se altera el bosque que con el tiempo se convierte en un mosaico de veredas, prados juncales, zarzales y ortigales, plantaciones de chopos, cultivos, canalizaciones y zonas de baño y recreo. Estos bosques ribereños son lugares de acogida de plantas mediterráneas y de otras propias de las alisedas eurosiberianas y de las alisedas de transición. Entre las plantas que forman estos sotos de ribera destacan:

- Especies que sólo exigen humedad edáfica continua, como *Cornus sanguinea* L., *Salix atrocinerea* Brot., *Ulmus minor* Miller, *Sambucus nigra* L., *Ranunculus ficaria* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. y *Carex pendula* Hudson.

- Especies de clima mediterráneo con veranos muy cálidos y secos, pero que requieren suelo húmedo todo el año, como *Populus nigra* L., *P. alba* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Salix triandra* L., *S. alba* L. y *Conium maculatum* L. Aparecen como más abundantes *P. nigra* y *S. alba*.

- Especies que en climas húmedos habitan en cualquier bosque, pero que aquí se refugian en los ribereños, como *Euphorbia amygdaloides* L., *Aquilegia vulgaris* L. o *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) Beauv.

- Especies nitrófilas que aparecen en zonas alteradas con aportes de materia orgánica, en las que forman manchas esplendorosas, como *Urtica dioica* L., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cav. et Grand., *Galium aparine* L., *Rumex crispus* L. y *R. obtusifolius* L.

La composición florística de estas alisedas lleva además de *Alnus glutinosa*: *Populus nigra* L., *P. alba* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Salix triandra* L., *S. atrocinerea* Brot., *S. alba* L., *S. purpurea* L., *S. elaeagnus* Scop., *Quercus faginea* Lam., *Ulmus minor* Miller, *Crataegus monogyna* Jacq., *Cornus sanguinea* L., *Solanum dulcamara* L., *Ligustrum vulgare* L., *Hedera helix* L., *Clematis vitalba* L., *Humulus lupulus* L., *Rubus ulmifolius* Schott, *R. caesius* L., *Rubia peregrina* L., *Saponaria officinalis* L., *Euphorbia amygdaloides* L., *Conium maculatum* L., *Heracleum sphondylium* L., *Arum italicum* Miller, *Aconitum napellus* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Carex pendula* Hudson, *Ranunculus ficaria* L., *Equisetum ramosissimum* Desf., *E. arvense* L., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cav. et Grand., *Iris foetidissima* L., *Ranunculus repens* L., *Viburnum lantana* L., *Prunus spinosa* L., *Vitis vinifera* L., *Brionia dioica* Jacq., *Calystegia sepium* (L.) R. Br. *Cucubalus baccifer* L., *Poa trivialis* L., *Lithospermum officinale* L., *Elymus pungens* (Per.) Melderis, *Rumex conglomeratus* Murray y *Geum urbanum* L.

Todas las alisedas son lugares propicios para que crezcan especies nitrófilas, a causa del nitrógeno incorporado al suelo por los alisos, que ya observaron Bond (1976) y Pizelle (en Bond, 1976).

1.2.3 CICLO DEL NITROGENO EN ALISEDAS

El ciclo del nitrógeno en las alisedas se desarrolla de una manera esencialmente igual a como circula en otros bosques caducifolios. Sin embargo existen ciertas peculiaridades, diferencias cuantitativas en entradas y salidas del nitrógeno y velocidad de reciclado que

proviene de la capacidad diazotrófica de los alisos, a la que hay que añadir las entradas exógenas de nutrientes en las zonas de mayor incidencia del hombre y del ganado.

Estas diferencias se pueden concretar en:

1. Entradas mayores de nitrógeno. La fijación de nitrógeno atmosférico provoca un incremento considerable de nitrógeno en el suelo a través de la necrosis nodular, excretas radicales, lavado de troncos y ramas por el agua de lluvia (Bollen y Lu, 1968) y, sobre todo por la descomposición de la hojarasca. Además el aprovechamiento por los alisos del nitrógeno que fijan hace que crezcan rápidamente y que produzcan mucha biomasa. En este sentido, Sellstedt (1986) encuentra que los alisos nodulados producen más biomasa que los no nodulados a los que suministraba amonio como fuente de nitrógeno. Como resultado de estos procesos, el aliso introduce en el suelo entre 36 y 325 kg N ha⁻¹ año⁻¹, más que otras actinorrizas leñosas como *Coriaria*, 192 kg; *Hippophae*, 56-197; *Casuarina*, 58; *Ceanothus*, 60-104; *Myrica*, 9-15; *Dryas*, 12 (datos recopilados por Bermúdez de Castro, 1981), y *Elaeagnus angustifolia*, 34.5 (Esteban, 1983).

2. Distribución anual de dichas entradas. La fenología del aliso condiciona, en primer lugar, la cantidad de nitrógeno que fija, que es nula al carecer de hojas y se hace máxima cuando el follaje alcanza su desarrollo máximo. Esta variación en las tasas de fijación de nitrógeno puede modificarse en los meses de más calor por el estrés hídrico (Bermúdez de Castro y Schmitz, 1981). Por otra parte, las diferencias de calor-frío, humedad-sequedad del suelo influyen en las entradas de nitrógeno, así como la alternancia de los periodos lluviosos. Se debe considerar también como varía la composición en nutrientes de las hojas a lo largo del año (Miguel, 1978).

3. Crecimiento rápido del aliso. Los alisos son árboles que alcanzan muy pronto su tasa máxima de crecimiento. La cantidad de hojarasca que tiran aumenta muy rápidamente en los primeros años. Como resultado se puede acumular una cantidad considerable de materia orgánica a pesar de la rápida descomposición que sufre la hojarasca durante los primeros meses después de la caída (Miller, 1982).

4. Aportes considerables de hojarasca. Las estimaciones de la cantidad de hojarasca en varias especies de *Alnus* oscilan entre 3.4 y 6.3 t ha⁻¹ año⁻¹ (datos recopilados por Miller, 1982) con una concentración de nitrógeno de 2.17-2.82 %, claramente superior a la de otros árboles caducifolios de su entorno (Silvester, 1977).

5. Modificaciones de la microflora edáfica. Los alisos favorecen el crecimiento de la microflora total del suelo en el que enraízan (Pozuelo, 1991). Con relación a la microflora del ciclo del nitrógeno, se ha comprobado que las raíces de los alisos potencian la densidad de los microorganismos amonificantes, desnitrificantes (Pérez Hernández, 1985) y fijadores libres de nitrógeno (Llinares, 1993) e inhiben parcialmente los nitrificantes nitrosos y nítricos (Llinares, 1993). Esta incidencia sobre la microflora edáfica del ciclo del nitrógeno se ve modificada por los cambios fenológicos del aliso y por las variaciones meteorológicas a lo largo del año. Así, el invierno resulta la estación significativamente más desfavorable para el desarrollo de todos los grupos funcionales del ciclo del nitrógeno, mientras que las condiciones de otoño favorecen el crecimiento de la microflora amonificante y nitrificante nítrica.

6. Reciclado rápido. La estimulación de los microorganismos que intervienen en las diversas etapas del ciclo, la fijación de nitrógeno atmosférico y la velocidad en la degradación de la hojarasca contribuyen a que los alisos aceleren el reciclado de nitrógeno, de la misma manera que otras plantas fijadoras de nitrógeno (Moro *et al.*, 1994), lo que contribuye a un incremento rápido de la fertilidad del suelo.

7. **Beneficio sobre las plantas acompañantes.** El incremento de nitrógeno y su velocidad de reciclado en zonas pobladas con actinorrizas facilita la obtención de nutrientes por las plantas acompañantes (Montoya, 1982). Este hecho, que ha sido comprobado en numerosas ocasiones potencia la producción de biomasa y, en consecuencia, el reciclado de materia.

8. **Efecto de las aguas sobre las salidas de nitrógeno.** Como los alisos viven en suelos encharcados o a las orillas de lagos, arroyos y ríos el agua que fluye por el suelo arrastra fuera de la aliseda cantidades apreciables de nutrientes, sobre todo nitrato. Estas pérdidas se equilibran con las entradas por fijación.

Además de estas características generales hay que pensar que cada aliseda va a ver modificado el ciclo del nitrógeno por las condiciones ambientales propias del lugar donde crece. Así la temperatura óptima para la fijación de nitrógeno en *A. glutinosa* es alrededor de 20-25°C, igual que para otras especies actinorrizas de climas templados tales como *Myrica gale* e *Hippophae rhamnoides* (Hensley y Carpenter, 1979). El pH del suelo modifica también las tasas de fijación, como señalan Wheeler *et al.*, (1981) quienes encuentran que se reduce considerablemente en árboles que crecían en suelos con pH menor de 4.5, al parecer porque los nódulos contienen formas del endofito menos efectivas, y otros investigadores han constatado en alisedas francesas árboles nodulados en suelos con pH entre 4.0 y 8.2, en estas las principales plantas acompañantes eran *Salix spp.* en el 47 % de las alisedas, *Fraxinus excelsior* en el 42 %, *Urtica dioica* en el 37 %, *Populus spp.* en el 29 % y *Corylus avellana* en el 26 % (Bond, 1976). La respuesta de la fijación de nitrógeno a los cambios de luz depende de interacciones complejas con otros factores ambientales, como la temperatura y la humedad, y factores de la planta huésped tales como la edad, altura y cantidad de nutrientes almacenados (Dixon y Wheeler, 1983), como lo demuestran los cambios en la actividad nitrogenasa que han sido observados al estudiar las fluctuaciones diurnas en la intensidad de la luz.

La intensidad del impacto humano y el ocasionado por el ganado, como se ha dicho, es otro factor local que interfiere en el ciclo del nitrógeno en las alisedas.

1.3 OBJETIVOS Y PLAN DE TRABAJO

El objetivo de este trabajo es estudiar como las entradas de nitrógeno que provienen de la fijación biológica inciden en las poblaciones de microorganismos diazotróficos edáficos y en la fertilidad del suelo en una aliseda riparia. Para alcanzar este objetivo se estableció el siguiente plan de trabajo:

1. Estimación mediante la técnica de la actividad reductora de acetileno (ARA) de la fijación de nitrógeno atmosférico en nódulos de ejemplares arbóreos y arbustivos de *A. glutinosa* L. Gaertn. Para ello se recolectaron muestras de nódulos mensualmente y durante dos años en ejemplares arbóreos y arbustivos de *A. glutinosa*.

2. Estimación de la fijación de nitrógeno atmosférico mediante la misma técnica por parte de las raíces noduladas de las leguminosas presentes en la zona. Con este fin, se recolectaron muestras de raíces noduladas de las leguminosas de la zona mensualmente y durante dos años.

3. Análisis fenológico de las variaciones del ARA y diversos parámetros físicos, químicos y biológicos que influyen o son influenciados por el ARA en la aliseda arbórea. El plan de trabajo establecido incluyó la recolección de muestras de nódulos, hojas, infrutescencias y

amentos masculinos de ejemplares arbóreos de aliso semanalmente desde la apertura de las yemas de las hojas hasta que la superficie foliar dejó de aumentar.

4. Estudio de la fluctuación diaria de la actividad reductora de acetileno en el matorral de *A. glutinosa* en primavera, otoño y verano. Con este fin se recogieron muestras de nódulos de los matorrales de aliso a intervalos de 2 horas a lo largo de las 24 horas del día.

5. Estudio de la dinámica de la degradación de la hojarasca en tres especies mayoritarias de la zona: alisos (*A. glutinosa* L. Gaertn.), chopos (*Populus x hybrida* Moench I-214 clónico) y fresnos (*Fraxinus angustifolia* Vahl). Para ello se recogieron, mensualmente durante el primer semestre y luego en meses alternos, muestras de las hojas enterradas de cada especie.

6. Estudio del efecto que induce la vegetación sobre las variables físicas, químicas y biológicas que caracterizan la dinámica de los compuestos nitrogenados en el suelo.

7. Estudio del efecto que induce la vegetación sobre la densidad de los microorganismos fijadores de nitrógeno aerobios y anaerobios. El plan de trabajo establecido para estos dos últimos objetivos incluyó el análisis en muestras de suelo de las variables físicas, químicas y biológicas y de la densidad de los microorganismos fijadores de nitrógeno aerobios y anaerobios. Con el fin de evaluar la influencia de la vegetación se recogieron las muestras de suelo en una aliseda poblada por ejemplares arbóreos y arbustivos de *A. glutinosa*, en una chopera de *Populus x hybrida* y un bosque mixto en el que alternan los alisos con chopos (*Populus alba* L.), chopos clónicos de la especie antes mencionada, sauces (*Salix alba* L.) y fresnos (*F. angustifolia*) y como control una zona libre de vegetación arbórea. Las muestras se recogieron mensualmente.

2

MATERIALES Y METODOS

2.1 RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE SUELO PARA ANALISIS FISICOS, QUIMICOS, MICROBIOLOGICOS Y ARA

En cada una de las 5 zonas determinadas en la ribera del río Sorbe (véase apartado 3.2) se eligieron al azar 5 subzonas donde se recogieron aleatoriamente 4 fracciones de tierra. Los muestreos se realizaron cada mes a lo largo de un año, desde junio de 1986 hasta mayo de 1987.

En condiciones asépticas, con una azada previamente flameada, se retiró la capa superficial de hojarasca. A continuación se recogieron las 4 fracciones de suelo en cada subzona seleccionada (en los primeros 15 centímetros) que se introdujeron inmediatamente en bolsas de plástico nuevas. Ya en el laboratorio se mezclaron las fracciones de cada subzona para homogeneizar y constituir una réplica. Por tanto de cada zona se obtuvieron 5 réplicas, cada una de las cuales se dividió en tres partes, una para los análisis microbiológicos, otra para los físicos y químicos y otra para medir el ARA (actividad reductora de acetileno).

Cada fracción destinada al estudio microbiológico se extendió sobre papeles de filtro y, una vez seca, se tamizó a través de mallas de 2.0 mm y 0.2 mm de luz, previamente esterilizadas, y se homogeneizó el tamizado. Los homogeneizados se almacenaron en recipientes de vidrio cerrados con algodón y se conservaron, en oscuridad, entre 2 y 4°C. Todas las muestras de suelo fueron analizadas lo antes posible con el fin de que el tiempo de almacenamiento fuera lo más parecido. El orden de los análisis fue siempre el mismo.

Las muestras destinadas a los análisis físicos y químicos se secaron a 55°C con el fin de evitar pérdidas significativas de nitrógeno inorgánico y se tamizaron luego a través de una malla de 2.0 mm. Se almacenaron en frigorífico entre 2 y 4°C en recipientes de vidrio cerrados herméticamente.

Para medir la entrada de nitrógeno por fijadores libres, inmediatamente después de llevar las bolsas con los suelos al laboratorio, se pesaron 50 g de tierra de cada réplica y se repartieron en frascos de vidrio de 150 ml que se cerraron con tapones de goma estancos a los gases, fijándolos con una arandela metálica. Se extrajeron 15 ml de aire de cada uno que se reemplazaron por igual cantidad de acetileno obtenido en el momento por hidrólisis de carburo cálcico. Los viales se incubaron a temperatura ambiente durante 24 horas a fotoperiodo natural (Knowles, 1982).

2.2 RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE NODULOS

2.2.1 NODULOS DE *A. glutinosa*

Con objeto de determinar la capacidad diazotrófica del matorral y árboles de *A. glutinosa* estudiados, se recolectaron, para cada caso, nódulos radicales de 10 ejemplares elegidos al azar que se mezclaron para obtener réplicas homogéneas. Los muestreos fueron realizados cada mes desde junio de 1986 hasta octubre de 1988.

Para evitar las posibles perturbaciones derivadas de la necrosis nodular que podría ocurrir durante el traslado al laboratorio, se incubaron en la misma zona de muestreo. Tras eliminar los nódulos que presentaban signos de necrosis, se lavaron los racimos nodulares con agua destilada para desprender los restos de tierra y, a continuación, se secaron superficialmente para que el agua no pudiera interferir en el proceso de reducción de acetileno (Straten y Schmidt, 1975).

Los nódulos se distribuyeron en lotes de peso similar y se repartieron en 10 viales de 10 ml de capacidad que se cerraron con tapones de goma estancos a los gases, fijándolos con una arandela metálica. Luego de extraer 1.0 ml de aire de cada vial que se reemplazó por igual cantidad de acetileno obtenido en el momento por hidrólisis de carburo cálcico. Los viales se incubaron a 20°C durante una hora en oscuridad y se detuvo el proceso al inhibir la actividad nitrogenásica por inyección de unas gotas de H_2SO_4 0.5 N.

Por otra parte y para conocer la variación que a lo largo del día experimenta la actividad nitrogenásica en los alisos de la zona, se recolectaron nódulos radicales en las fechas de 22 julio 1987, 14 noviembre 1987 y 7 mayo 1988, coincidiendo con las estaciones de verano, otoño y primavera, respectivamente. Debido al difícil acceso a los árboles y encharcamiento de la zona que estos rodean, los muestreos nocturnos eran prácticamente imposibles, lo que motivó que este estudio se realizara solamente en el matorral. Se recogieron nódulos de 10 arbustos cada 2 horas operando de la forma señalada anteriormente, y se repartieron en 10 viales de 10 ml de capacidad.

En invierno la actividad nitrogenásica fue nula por lo que, con objeto de delimitar cuando comienza dicha actividad y observar la relación fenología-ARA se eligió un grupo de alisos situados a lo largo del río con ramas accesibles en su contorno, en los que se recogieron nódulos semanalmente desde el día 8 de marzo al 14 de junio de 1987, excepto entre los días 12 y 26 de abril que fue a las dos semanas. La preparación fue la señalada antes y en cada muestreo se llenaron 20 viales de 10 ml de capacidad.

Los muestreos mensuales y de primavera (relación fenología-ARA) siempre se realizaron entre las 10 y 11 horas.

2.2.2 NODULOS DE LEGUMINOSAS

Las leguminosas presentes en la zona son poco abundantes por lo que no teníamos suficientes nódulos para hacer réplicas, además a lo largo del año unas especies reemplazan a otras. A la vista de esto y puesto que lo que nos interesaba era medir la fijación total de

nitrógeno, analizamos el conjunto de las leguminosas que aparecen en la descripción del bosque ripario del Sorbe en Humanes (apartado 3.2).

Para determinar la capacidad diazotrófica se recolectaron las leguminosas de 10 puntos elegidos al azar. Los muestreos fueron realizados cada mes desde junio de 1986 hasta octubre de 1988.

Para evitar las posibles perturbaciones derivadas de la necrosis nodular que podría producirse durante el traslado al laboratorio, se incubaron en la misma zona de muestreo. Se separaron las partes aéreas de las raíces, desechando las primeras y lavando las segundas con agua destilada para desprender los restos de tierra, después se secaron superficialmente. Las raíces noduladas se mezclaron para obtener réplicas homogéneas, se distribuyeron en lotes de peso similar y se repartieron en 10 viales de 10 ml de capacidad, operando a continuación de la misma forma señalada para los nódulos de aliso.

Como durante el periodo comprendido entre el 8 de marzo y el 14 de junio de 1987 tuvimos que ir a la zona regularmente, también recogimos muestras de leguminosas.

2.3 RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE HOJAS AMENTOS E INFRUTESCENCIAS DE ALISO

En los mismos árboles en que se recogieron nódulos para estudiar la relación fenología-ARA y en los mismo días, recolectamos al azar, hojas, amentos masculinos e infrutescencias de las ramas bajas de todo el perímetro de las copas que se introdujeron en una nevera con hielo hasta su traslado al laboratorio. Una vez en él, se pegaron 100 hojas bien estiradas sobre papel y se sacaron fotocopias.

2.4 RECOGIDA Y PREPARACION DE LAS MUESTRAS DE HOJARASCA

2.4.1 EVALUACION DE LA CANTIDAD DE HOJA CAIDA

Las estimaciones se realizaron en la chopera y en la aliseda. En el bosque mixto fue imposible por estar el suelo cubierto de zarzas. Para ello, en cada zona se delimitaron al azar 10 cuadrados de 1 m de lado, contruídos con tela metálica y cuatro estacas clavadas en el suelo. La recolección comenzó en noviembre de 1987 con el comienzo de la defoliación masiva y continuó cada 15 días hasta que los árboles tiraron toda la hoja.

Las muestras se secaron a 80°C en estufa hasta peso constante.

2.4.2 DESCOMPOSICION DE LA HOJARASCA

Se utilizó la hoja caída de tres árboles (*Populus x hybrida*, *A. glutinosa* y *F. angustifolia*). Para cada caso, se recogieron en los últimos días del mes de octubre de 1987 y al azar hojas depositadas en la superficie del suelo las cuales se introdujeron en sacos de plástico.

Se extendieron sobre papeles de filtro dejándose secar a la temperatura ambiente del laboratorio y después se operó según el método utilizado por diversos autores como Aber *et al.* (1984), McClaugherty *et al.* (1985) y Sharma y Ambasht (1987). En una submuestra se determinó el peso seco (48 horas a 80°C). El equivalente a 7 g en peso seco de las hojas secadas a temperatura ambiente se puso en bolsas de poliéster de 50 x 20 cm con malla de 0.5 cm de luz. Se enterraron, al azar, 75 bolsas con hojarasca el 1 de noviembre de 1987 en cuadrados de 5 m de lado y a una profundidad de 15 cm en el lugar donde se había recogido cada tipo de hojarasca. Mensualmente durante el primer semestre y después en meses alternos, se desenterraron al azar 3 bolsas de cada material, hasta que en las bolsas no hubo hojarasca.

El material inicial y las muestras incubadas se analizaron de la siguiente manera: En cada sitio se determinó en una submuestra la humedad del material en descomposición después de secarlo a 80°C hasta peso constante (aproximadamente 48 horas). Después se lavaron las hojas para desprender los restos de tierra enjuagándolas suavemente bajo el grifo del agua en un colador. Una vez limpias, se secaron a 80°C hasta peso constante y se molieron y tamizaron por una malla de 2mm de luz. En cada muestra se analizó el N_{total} , $N-NO_3^-$, $N-NH_4^+$ y $C_{orgánico}$.

2.5 ANALISIS BIOQUIMICOS

Se analizaron la actividad reductora de acetileno (ARA) de las muestras de suelo, de los nódulos radicales de aliso y de las raíces noduladas de leguminosas, y las clorofilas de las hojas de *A. glutinosa*.

2.5.1 DETERMINACION DEL ARA

Se evaluó por el método de reducción de acetileno de Hardy *et al.* (1971) modificado por Akkermans (1971).

El etileno producido se midió en un cromatógrafo de gases KONIK, CROMATIX KNK, con detector de ionización de llama y columna de Porapak R (de malla 80/100) de 186 cm de longitud y 0.3 cm de sección, en las condiciones siguientes:

Temperatura de la columna	50°C
Temperatura del inyector	100°C
Temperatura del detector	150°C
Gas portador	nitrógeno
Flujo del gas portador	18 ml/min

2.5.2 DETERMINACION DE CLOROFILAS

Para evaluar las clorofilas se utilizó el método de Arnon (1949). Se pesaron 100 mg de hoja fresca que se trituraron en un mortero. Se añadieron 10 ml de acetona al 80% (v/v) y se volvió a triturar hasta que los tejidos aparecían de color blanquecino. Esta operación se realizó en oscuridad y con el mortero sumergido en una bandeja que contenía hielo picado. Los extractos se centrifugaron y el sobrenadante se midió en un espectrofotómetro PYE UNICAM UV SP=500 a 649 y 655 nm.

Las fórmulas para determinar cada una de las clorofilas fueron:

$$\text{Clorofila a } (\mu\text{g ml}^{-1}) = 11.63 \text{ DO}_{665} - 2.39 \text{ DO}_{649}$$

$$\text{Clorofila b } (\mu\text{g ml}^{-1}) = 20.11 \text{ DO}_{649} - 5.18 \text{ DO}_{665}$$

$$\text{Clorofila t } (\mu\text{g ml}^{-1}) = 6.45 \text{ DO}_{665} + 17.72 \text{ DO}_{649}$$

2.6 ANALISIS FISICOS Y QUIMICOS

Se determinaron pH, humedad, nitrógeno total, amonio, nitrato y carbono orgánico.

2.6.1 MEDIDA DEL pH

Se hizo frente a agua destilada. Para ello se mezclaron 20 g de tierra y 20 ml de agua destilada por agitación vigorosa durante 20 minutos. Posteriormente se midió con un pH-metro CRISON digit 501 provisto de un electrodo combinado de vidrio modelo Radiometer GK 2401 C.

2.6.2 DETERMINACION DE LA HUMEDAD DE LOS SUELOS

Utilizamos el método gravimétrico. Para ello las muestras se llevaron al laboratorio en recipientes herméticos donde se pesaron y se secaron en estufa a 110°C hasta obtener un peso constante en las tres primeras cifras decimales. El porcentaje de humedad se obtuvo empleando la siguiente fórmula:

$$\text{Porcentaje de humedad} = \frac{(\text{Peso inicial} - \text{Peso seco}) \times 100}{\text{Peso inicial}}$$

2.6.3 DETERMINACION DEL NITROGENO TOTAL

La digestión de las muestras se realizó siguiendo el método de Kjeldahl (1883) y a continuación se evaluó el amonio producido.

Las muestras de suelo y hojarasca se secaron en un horno a 55°C hasta peso constante en las tres primeras cifras decimales. Se tomaron 0.2 g a los que se añadieron 10 g de

catalizador (K_2SO_4 y $CuSO_4$, 15:0.5) y 25 ml de H_2SO_4 concentrado. La mezcla se mantuvo a $500^\circ C$ durante una hora para que el ácido oxidara los distintos componentes y todo el nitrógeno de la muestra pasara a $(NH_4)_2SO_4$. Se dejó enfriar y se extrajo a continuación 1 ml del líquido digerido que se diluyó con 45 ml de agua destilada. Se añadieron 5 ml de NaOH 10 M y se agitó para facilitar la sustitución del amonio. El amonio liberado se midió con un electrodo específico para amonio ORION 95-10-00 conectado a un mv/pH-metro CRISON digit 501. Los resultados obtenidos se llevaron a una recta patrón con el fin de pasarlos a unidades de nitrógeno total. La recta patrón se trazó a partir de diluciones sucesivas de una solución estándar de 100 ppm de NH_4Cl como fuente de nitrógeno. Los valores correspondientes se ajustaron a la recta por el método de los mínimos cuadrados.

2.6.4 DETERMINACION DEL NITROGENO AMONIO

El método utilizado es parecido al descrito en el apartado anterior, aunque en este caso no es preciso realizar la digestión previa de las muestras.

Se partió de 5g de muestra para determinar el nitrógeno amonio en suelos y de 0.2 g de muestra en el caso de la hojarasca, a los que se añadieron 45 ml de agua destilada y 5 ml de NaOH 10 M. La mezcla se puso en agitación y el amonio liberado se determinó con un electrodo específico para amonio ORION 95-10-00 conectado con un mv/pH-metro CRISON digit 501. También se trazó una recta patrón a partir de diluciones sucesivas de una solución estándar de 100 ppm de NH_4Cl como fuente de amonio. Los valores se ajustaron a la recta por el método de los mínimos cuadrados.

2.6.5 DETERMINACION DEL NITROGENO NITRATO

Para los suelos se utilizó el método de Milham *et al.* (1970) que se basa en el empleo de una solución extractora del ión nitrato.

Se tomaron 4 g de suelo y se disolvieron en 20 ml de solución extractora. Mediante agitación vigorosa durante 20 minutos los nitratos contenidos en la muestra difunden hacia el medio acuoso. La solución se dejó sedimentar y se procedió a medir el nivel de nitrato. El nitrato se determinó con un mv/pH-metro CRISON digit 501 provisto de un electrodo específico para nitrato ORION 93-07-00 y de un electrodo de referencia ORION 90-02-00. La recta patrón se realizó a partir de diluciones sucesivas de una solución estándar de 200 ppm de KNO_3 en solución extractora. Los valores obtenidos se ajustaron a una recta por el método de los mínimos cuadrados.

La composición de la solución extractora es la siguiente:

$Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$	16.66 g
H_3BO_3	1.24 g
Ag_2SO_4	4.67 g
NH_2SO_3H	2.43 g
Agua destilada	1000.00 ml

Los análisis de nitrato en la hojarasca se realizaron con 0.4 g de muestra secada previamente en estufa a $65^\circ C$ hasta peso constante a los que se añadieron 50 ml de solución

extractora. Se agitó la mezcla durante 30 minutos, al cabo de los cuales se filtró el contenido y en el filtrado se midió el nitrato liberado.

La recta patrón se realizó a partir de diluciones sucesivas de una solución estándar de 800 ppm de KNO_3 en solución extractora. Los valores obtenidos se ajustaron a una recta por el método de los mínimos cuadrados.

2.6.6 DETERMINACION DEL CARBONO ORGANICO

Se utilizó el método de Walkley y Black (1934) modificado. Se basa en la oxidación del material del suelo fácilmente oxidable con dicromato potásico. La muestra se trató con exceso de oxidante y la porción gastada del mismo se determinó por retroceso con una solución valorada de sal ferrosa.

A 1 g de tierra secada previamente en estufa a 55°C hasta peso constante en las tres primeras cifras decimales se le añadieron 15 ml de $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ 1 N y 20 ml de H_2SO_4 concentrado. Se agitó la mezcla durante un minuto para dejarla reposar luego durante 30 minutos. Posteriormente, se diluyó la solución con 200 ml de agua destilada, con el fin de facilitar la observación del punto final de la titulación. Se incorporaron 25 ml de H_3PO_4 al 50% (v/v) para hacer más patente el viraje y 20 gotas de difenilamina sulfúrica como indicador, y se valoró con $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.5 N por retroceso. Simultáneamente se realizó una prueba control o blanco sin suelo y con los mismos reactivos a fin de considerar también los productos oxidantes de los reactivos.

El porcentaje de carbono orgánico de la muestra de suelo se obtuvo teniendo en cuenta que 1 ml de la solución de $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ equivale a 0.003 g de carbono y que el método es efectivo en un 75%, por lo cual el factor de corrección al 100% es 1.33 (García, 1981).

Para la hojarasca el método fue el mismo, pero se partió de 0.05 g de muestra.

2.7 ANALISIS MICROBIOLOGICOS

Se estudiaron los grupos funcionales de fijadores aerobios y anaerobios del ciclo del nitrógeno por el método de las suspensiones-diluciones de suelo (Pochon y Tardieux, 1962).

2.7.1 PREPARACION DEL EXTRACTO DE TIERRA

Se preparó con tierra de jardín de Montepríncipe (Madrid) de pH 7.1 que se recogió entre 10 y 15 cm de profundidad.

La tierra se mezcló con agua destilada en proporción 1:1 (p/v) y cada litro se enriqueció con 1 ml de la solución de oligoelementos indicada en 2.7.3. La solución resultante se introdujo en un autoclave donde permaneció una hora a 130°C. Luego se filtró por papel el líquido caliente con el objeto de eliminar las partículas en suspensión más voluminosas.

Después se centrifugó el filtrado a 43000 r.p.m. durante 15 minutos en una centrífuga SORVAL SS-34 Superspeed Refrigerated con un rotor SORVAL SS-34. El sobrenadante se esterilizó en autoclave durante 30 minutos a 115°C.

2.7.2 PREPARACION DE LA SOLUCION SALINA DE WINOGRADSKI

Se empleó la fórmula:

K ₂ HPO ₄	5.0 g
MgSO ₄ ·7H ₂ O	2.5 g
NaCl	2.5 g
MnSO ₄ ·H ₂ O	0.05 g
Fe ₂ (SO ₄) ₃	0.05 g
Agua destilada	1000.00 ml

Se añadió 1 ml de la solución de oligoelementos indicada en 2.7.3 y se esterilizó en autoclave durante 20 minutos a 110°C. Se ajustó el pH entre 7.0 y 7.5 con una solución de OHNa al 10% (p/v).

2.7.3 PREPARACION DE LA SOLUCION DE OLIGOELEMENTOS

Se empleó la fórmula de Gutiérrez Mañero y Bermúdez de Castro (1983):

Na ₂ (MoO ₄)·2H ₂ O	0.05 g
K ₂ B ₄ O ₇ ·10H ₂ O	0.05 g
FeCl ₃ ·6H ₂ O	0.05 g
Cd(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	0.04 g
CoSO ₄ ·7H ₂ O	0.05 g
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.05 g
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0.05 g
Agua destilada	1000.00 ml

2.7.4 PREPARACION DE LOS MEDIOS DE CULTIVO SELECTIVOS PARA LOS GRUPOS FUNCIONALES

Los medios de cultivo empleados en el análisis de los grupos funcionales estudiados se elaboraron según las técnicas de Pochon y Tardieux (1962).

2.7.4.1 MEDIO DE CULTIVO PARA MICROORGANISMOS FIJADORES AEROBIO

Solución salina	50.0 ml
Manitol	10.0 g
Extracto de tierra	10.0 ml
Solución de oligoelementos	1.0 ml
CaCO ₃	0.5 g
Agua destilada	1000.0 ml

2.7.4.2 MEDIO DE CULTIVO PARA MICROORGANISMOS FIJADORES ANAEROBIO

Solución salina	50.00 ml
KH ₂ PO ₄	50.75 g
OHNa 0.1 N	33.00 ml
Glucosa	10.00 g
Extracto de tierra	10.00 ml
Solución de oligoelementos	1.00 ml
Agua destilada	1000.00 ml

2.7.5 PREPARACION DE LAS SUSPENSIONES-DILUCIONES DE SUELO

Se procedió a elaborar un banco de diluciones sucesivas partiendo de 10 g de suelo. Para ello se depositó la tierra en un mortero estéril y se trituró finamente. Se agregaron 20 ml de agua destilada estéril, continuando con la trituración de la muestra que se homogeneizó y trasvasó a un erlenmeyer estéril, lavando varias veces el mortero con pequeñas fracciones de agua destilada estéril hasta completar en el erlenmeyer 100 ml.

Las siguientes diluciones se obtuvieron a partir de la suspensión de 10⁻¹.

2.7.6 CONDICIONES DE CULTIVO DE LOS GRUPOS FUNCIONALES ANALIZADOS

Las poblaciones estudiadas se inocularon teniendo en cuenta la densidad relativa previsible de los grupos y la posibilidad de contaminación química del medio de cultivo a través del inóculo que pudiera falsear el análisis de los metabolitos durante la lectura de los resultados. El número de réplicas por dilución y el número de diluciones también se escogió en función del número de microorganismos de cada grupo que normalmente pueblan los suelos, considerando, sin embargo, un amplio margen de posibles variaciones (tabla 2.1)

TABLA 2.1

CONDICIONES DE CULTIVO DE LOS GRUPOS FUNCIONALES ANALIZADOS

Grupo funcional	Número Réplicas	Inóculo (ml)	Diluciones	Ta(°C)
Diazotróficos Aerobios	5	1	10 ⁻¹ a 10 ⁻⁶	28
Diazotróficos Anaerobios	5	1	10 ⁻¹ a 10 ⁻⁸	28

2.7.7 CALCULO DEL NMP

El NMP se evaluó según el método de McCrady (1918). Para ello se calculó el número característico en función de los tubos positivos que aparecieron en cada prueba.

2.8 ESTIMACION DE PARAMETROS BIOLOGICOS Y AMBIENTALES

2.8.1 ESTIMACION DEL AREA FOLIAR

Las hojas se manipularon y prepararon tal y como se describe en el apartado 2.3 y el área foliar se midió con un ordenador MOP - VIDEOPLAN (KONTRON).

2.8.2 ESTIMACION DE LA LONGITUD DE LOS AMENTOS MASCULINOS Y DEL DIAMETRO MAYOR Y MENOR DE LAS INFRUTESCENCIAS

Una vez recogidos tal y como se especifica en el apartado 2.3, con una regla se midió la longitud de los amentos mientras que los diámetros se estimaron con un calibrador.

2.8.3 ESTIMACION DE LA TEMPERATURA

En los muestreos de nódulos se midió con un termómetro la temperatura de la superficie del suelo a la sombra y al sol para lo cual se puso el termómetro sobre la superficie del suelo en posición horizontal; de la raíz introduciendo el termómetro en el suelo en posición vertical hasta llegar al sistema radical; del ambiente a 1.50 m del suelo y a la sombra, y debajo del dosel.

2.8.4 ESTIMACION DE LA INTENSIDAD LUMINOSA

En los muestreos de nódulos se midió la intensidad luminosa del ambiente (fuera del dosel) y bajo el dosel con un luxómetro GOSSEN modelo Panlux electronic.

2.8.5 ESTIMACION DE LA COBERTURA DE LAS LEGUMINOSAS

El estudio se realizó en las tres zonas en que había leguminosas (véase apartado 3.2), es decir, en las denominadas matorral de aliso, chopera y zona sin arbolado. En cada muestreo se lanzaron al azar 45 cuadrados de 20 x 20 cm anotando el porcentaje de cobertura de *Trifolium* sp., *Medicago* sp., *Melilotus* sp. y otras leguminosas.

2.9 TRATAMIENTO DE LA INFORMACION

En este estudio hemos trabajado con variables bióticas y abióticas cuya evaluación está expuesta a posibles errores experimentales, si bien, los métodos utilizados son de uso bastante generalizado por lo que su eficacia y sus limitaciones están suficientemente probadas. El error experimental en estos casos es aleatorio, por lo que la distribución de mediciones para una variable determinada y sus errores se pueden considerar como aleatorios, o por lo menos, lo suficientemente parecidos como para permitir el uso de pruebas paramétricas para el contraste de las hipótesis formuladas.

Para la comparación de los datos, tanto bióticos como abióticos, se ha utilizado el análisis de la varianza (ANOVA) bidireccional con réplicas y dos factores de variación (Sokal y Rohlf, 1979). Cuando dichos factores influyen significativamente al nivel del 95% ó 99%, se procede a la comparación de los valores medios mediante el análisis de la mínima diferencia significativa (LSD) (Sokal y Rohlf, 1979).

Con respecto al ARA, en los alisos, los factores estudiados son los años, los meses del año y la edad de la planta, mientras que en el caso de las leguminosas quedan reducidos a los dos primeros.

Los datos de ARA, en los alisos, se agruparon en 5 matrices de información que se sometieron al análisis de la varianza y LSD con objeto de evaluar las diferencias entre los meses del año y entre los árboles y el matorral. En la 1ª, consideramos dos factores de variación, meses y edad de los alisos, y como réplicas en cada mes los valores de los dos años. En la 2ª y 3ª, consideramos los mismos factores de variación y como réplicas en cada mes los valores del primer año y del segundo, respectivamente. En la 4ª y 5ª, consideramos dos factores de variación, meses y años, y como réplicas en cada mes los valores del ARA de los dos años de los árboles y del matorral, respectivamente. Posteriormente, como no encontramos diferencias entre los alisos arbóreos y arbustivos, agrupamos los valores de ARA en una 6ª matriz en que consideramos dos factores de variación, meses y años, y como réplicas en cada mes los valores de los árboles y del matorral juntos. En todos los análisis eliminamos el mes de enero pues todos los valores eran 0 y en el caso de la 5ª matriz en que analizamos los resultados del matorral de alisos se eliminaron diciembre, enero, y febrero pues todos los valores del ARA durante el invierno fueron igualmente nulos.

Los valores del ARA, en las leguminosas, se agruparon en una matriz de información que se sometió al análisis de la varianza y LSD, con objeto de evaluar las diferencias entre los meses y años de muestreos. Consideramos por tanto dos factores de variación, meses y años, y como réplicas en cada mes los datos del ARA de los dos años.

En la evolución del ARA en *A. glutinosa* durante la primavera, se compararon los muestreos sucesivos del ARA, clorofilas totales y superficie foliar, mediante análisis de las medias por la *t* de Student. También para ver las relaciones entre el ARA y diversas variables intrínsecas de la planta y del entorno, se realizaron análisis de regresión simple exponencial entre cada una de las variables (temperatura de la raíz, temperatura del suelo a la sombra, temperatura del suelo al sol, temperatura ambiente, temperatura bajo el dosel, intensidad luminosa del ambiente (fuera del dosel), intensidad luminosa bajo el dosel, y las medias de cada muestreo de clorofila a, clorofila b, clorofila total y superficie de las hojas) y el ARA.

Los datos del estudio de la degradación de la hojarasca se agruparon en tantas matrices de información como variables analizadas que se sometieron al análisis de la varianza y LSD con objeto de evaluar las diferencias entre los meses del año y entre los tipos de hojarasca. Para establecer relaciones entre las variables y sus variaciones a lo largo del periodo de degradación, se realizaron regresiones simples exponenciales. También con los datos de masa seca remanente se calculó la tasa de descomposición, *k*, siguiendo la fórmula de Olson (1963), $x_t = x_0 \cdot e^{-kt}$

Con los valores medios de las variables de las muestras de suelo, se ha realizado un análisis de componentes principales (Harman, 1967) con el fin de descomponer la varianza total de la muestra en una serie de factores de variación, donde se refleja la importancia de cada una de ellas, así como la influencia del conjunto de variables en la dispersión de las muestras analizadas. Los muestreos fueron mensuales en las 5 zonas del estudio. Por consiguiente, la matriz en la que se hizo el ACP tenía 660 datos (12 meses x 5 zonas x 11 variables).

También se realizaron análisis de la varianza y LSD con objeto de evaluar las diferencias entre los meses del año y entre las distintas zonas.

3

DESCRIPCION DE LA ZONA ESTUDIADA

El estudio que se recoge en esta Memoria se realizó en un bosque ribereño del río Sorbe, cerca de su desembocadura en el Henares (a 2 km), en el término municipal de Humanes (Guadalajara) (figura 3.1.).

3.1 LAS TIERRAS REGADAS POR EL SORBE

3.1.1 GEOLOGIA

Desde el punto de vista geológico, La Campiña, comarca regada por el Sorbe, es una extensa área de relleno del Mioceno, en la que la erosión de las aguas dismanteló el nivel de las calizas pontienses, que en forma excepcional, se conserva en forma de cerros testigos (Cerro de la Muela, Cerro del Colmillo, etc.). La litología típica la constituyen los yesos y margas yesíferas del Mioceno Sarmatiense y del Oligoceno sobre todo, que se entremezclan en un paisaje de lomas, que en algunas situaciones más abruptas es interrumpido por conglomerados, areniscas, yesos y calizas del Oligoceno. La representación del Cuaternario comprende distintos niveles de terraza y diluvios. Las terrazas ocupan una extensión relativamente importante y alcanzan anchuras de centenares de metros en el río Henares y en sus afluentes. En la desembocadura del Bornova y del Sorbe con el Henares, se señala una serie de terrazas cuyo escalonamiento continúa con las planicies atribuidas al Villafranquiense y que dan idea de una red fluvial antigua (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 1986)

3.1.2 EDAFOLOGIA

Sobre terrenos del Oligoceno se distinguen dos situaciones definidas: la primera sobre el Oligoceno Inferior, en la que a partir de margas yesíferas, se han desarrollado Entisols, y la segunda, sobre el Oligoceno Superior, formado por areniscas y margas yesosas coronadas por calizas duras con fuerte buzamiento, que han dado lugar a Inceptisols asociados con Entisols. En los valles estrechos y en las primeras terrazas de los ríos más caudalosos son frecuentes los suelos formados sobre sedimentos fluviales de gran heterogeneidad en cuanto a la caracterización de su litología originaria. Tales suelos, en general poco evolucionados, se

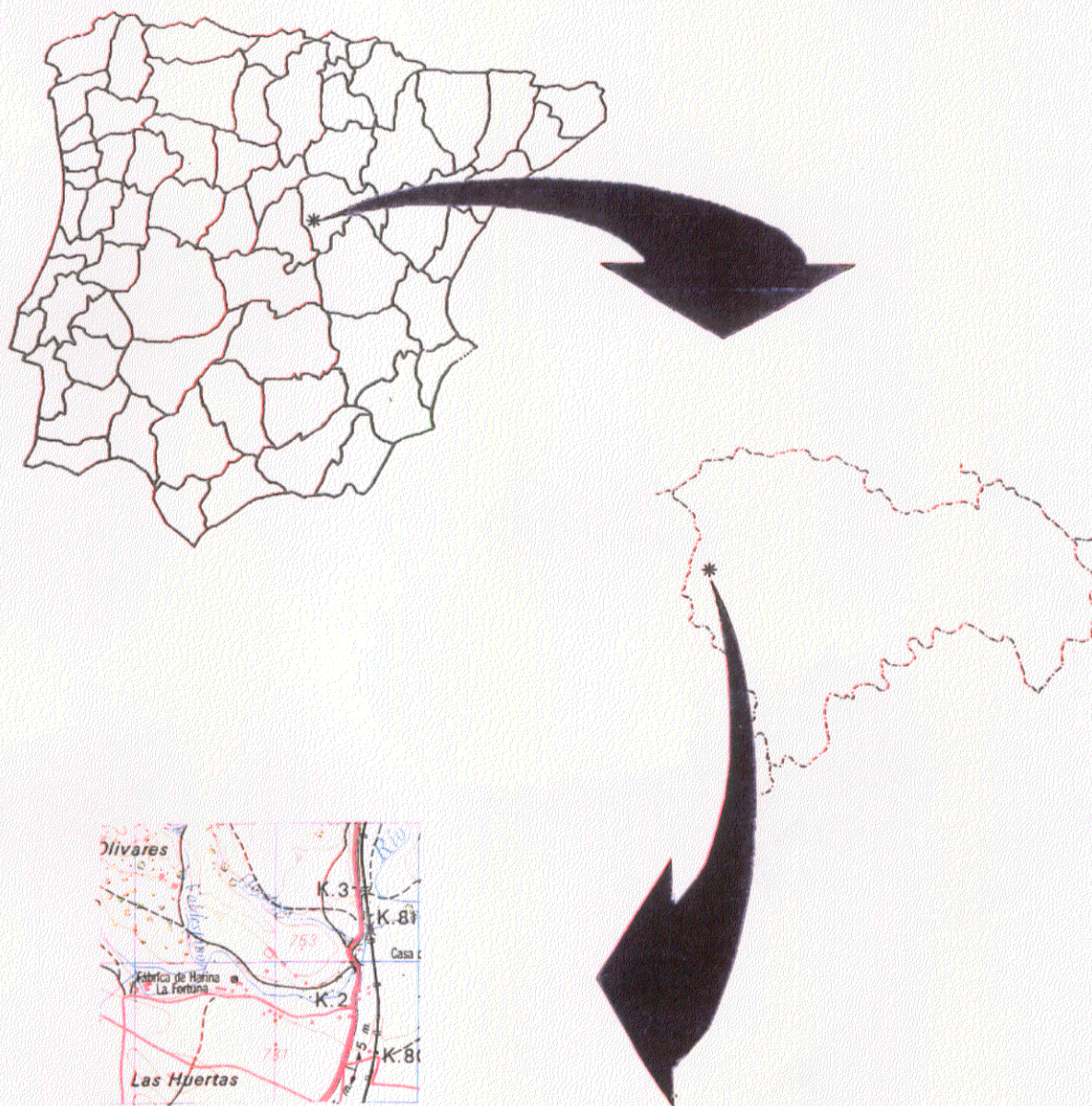


Figura 3.1. Situación del área de estudio

clasifican como Xerofluvents (Ministerio de Agricultura, 1977). Estos tienen un perfil muy poco desarrollado, tipo Ap/C, la textura suele ser franca, la profundidad adecuada para cualquier cultivo tanto herbáceo como leñoso, y aunque no tienen una elevada fertilidad, se les puede considerar potencialmente muy productivos (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 1986). En condiciones naturales la materia orgánica puede oscilar entre 2-5%. Son suelos que han sufrido una amplia desintegración química con formación de arcillas ilíticas y caoliníticas, por lo que su capacidad de cambio es realmente baja. Estas arcillas suelen estar saturadas por iones calcio. También puede darse el caso, por especiales condiciones topográficas, que se presenten arcillas montmorilloníticas de neoformación, implicando una variabilidad sustancial en el valor agronómico de estos suelos (Mapa de Suelos de la Provincia de Guadalajara, 1970).

Los Rhodoxeralfs son suelos bien desarrollados con perfil tipo A/(Bt)/Ca/C, el horizonte superficial óchrico muy delgado. Tienen un pH comprendido entre 6 y 7, siendo bastante susceptibles a la erosión. Se localizan en las terrazas del río Henares en los términos municipales de Humanes, Mohernando, Yunquera de Henares, Fontanar, Cabanillas del Campo y Villanueva de la Torre (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 1986)

3.1.3 HIDROGEOGRAFIA

Si bien por la situación de la zona estudiada tendríamos que describir únicamente el Sorbe bajo, cerca de su desembocadura en el río Henares, creemos que es interesante conocer todos los aportes de agua que recibe y otras características que pueden repercutir en su curso bajo.

El río Sorbe, es el más importante de los afluentes del Henares por su margen derecha. Tiene una longitud de 75900 m y riega terrenos de labor y monte alto. Es el río más sinuoso de la red hidrológica del Tajo y el de máxima pendiente (pendiente media: 2.45%). Por su anchura media de 10.9 m se considera como un río estrecho (Catalán, 1965).

Nace en las estribaciones de la Sierra de Ayllón, al noroeste de Guadalajara, sobre terrenos terciarios, formados por calizas de los páramos, en un paraje de relieve montañoso y muy accidentado. En el límite norte del término de Valdepinillos, ya en terrenos paleozoicos, recibe el río de la Hoz o Sorbe Occidental que nace en el pico de la Tiñosa (1930 m) y que origina importantes caudales de deshielo. Por la margen izquierda se une el río Lillas, que nace al pie de la Sierra de Ayllón (en la jurisdicción de Cantalojas) y cuyo caudal se alimenta de la escorrentía de esta sierra. Doce kilómetros abajo desemboca el río Sonsaz con valle alto encajonado entre las sierras del Robledal y de Tejera Negra. Es una zona con características de alta montaña, delimitada por cadenas de sierras de 1200 m de altura media presididas por el pico de Ocejón (2048 m) entre las que se abre paso el río Sorbe. En las proximidades de Muriel, el río va muy encajonado, aparece extremadamente quebrado y describe un curso muy sinuoso debido a que se ha ido abriendo camino por pizarras y arcillas silúricas. A partir de este punto atraviesa terrenos terciarios donde se ensancha gradualmente camino de su fin. Cerca de la desembocadura discurre por un paisaje de parameras, avanzando por un cuaternario diluvial cuyos materiales remueve fácilmente. En los últimos kilómetros el valle se va ensanchando para entrar en contacto con el del río Henares, en donde desemboca frente a la Muela de Alarilla. En este tramo, el río discurre sobre un lecho de cantos y las características del cauce son: pendiente mínima de cauce bajo en los 3750 m últimos del 0.4%; anchura media 10 m; profundidad media 1-15 m; velocidad aproximada 0.80 m/s (Schmitz y Bermúdez de Castro, 1982).

El país que drena el río Sorbe corresponde a la zona de enlace de la Sierra de Guadarrama con el Sistema Ibérico. Como una consecuencia de la tectónica, gran parte del

recorrido del río y naturalmente su cabecera está festoneada por vértices que sobrepasan los 1700 m de altitud y son abundantes los que rondan los 2000 m. Solamente a partir de Beleña de Sorbe abundan ya las formas de relieve con altitudes inferiores a los 1000 m. El paisaje vegetal está de acuerdo con estas diversas altitudes y litologías, pero el escaso desarrollo del suelo, la impermeabilidad de grandes extensiones y el valor de las pendientes, hace que se produzca un lavado intenso de la materia orgánica que pasa al río con valores altos a lo largo de todo su curso (Catalán y Alonso, 1963).

Todos los cursos de agua, en esta zona, presentan un régimen pluvial con un estiaje en verano muy acusado, quedando muchos de ellos prácticamente secos en dicho periodo (Ministerio de Agricultura, 1977). En la zona de muestreo esto no ocurre pues el caudal está regulado por la presa de Beleña. En cuanto a las canalizaciones de agua, está el Canal del Sorbe, que pone en comunicación los embalses del Pozo de los Ramos y El Vado, y la conducción subterránea que comunica el embalse de Beleña, sobre el Sorbe, con Guadalajara capital y Alcalá de Henares, con desdoblamiento de tubería en Yunquera de Henares (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 1986).

3.1.4 CLIMA

Según Forteza del Rey en su libro "Caracterización agroclimática de la provincia de Guadalajara" (1981), nuestra zona de estudio se encuentra prácticamente en la isolínea que delimita un clima Mediterráneo templado y un clima Mediterráneo continental templado. En cuanto al régimen de humedad, la duración, intensidad y situación estacional del periodo seco, lo califica como Mediterráneo seco.

Las características agroclimáticas de la zona se exponen en la tabla 3.1 y el diagrama climático del Instituto Meteorológico de Guadalajara aparece en la figura 3.2

TABLA 3.1

CARACTERISTICAS AGROCLIMATICAS DE LA ZONA DE MUESTREO

Temperatura media anual	13°C
Temperatura media del mes más frío	4°C
Temperatura media del mes más cálido	23°C
Fecha de la primera helada	1 Noviembre
Fecha de la última helada	1 Mayo
Duración media del periodo frío	6 meses
Duración media del periodo cálido	2 meses
Duración media del periodo seco	4 meses
Precipitación media anual	458.3 mm
Precipitación media invierno	137.0 mm
Precipitación media primavera	130.9 mm
Precipitación media verano	56.1 mm
Precipitación media otoño	134.3 mm
Evapotranspiración potencial media anual	825.2 mm
Evapotranspiración potencial media invierno	31.1 mm
Evapotranspiración potencial media primavera	167.6 mm
Evapotranspiración potencial media verano	448.2 mm
Evapotranspiración potencial media otoño	178.4 mm
Indice de Turc anual para secano	13.6
Indice de Turc anual para regadío	43.8

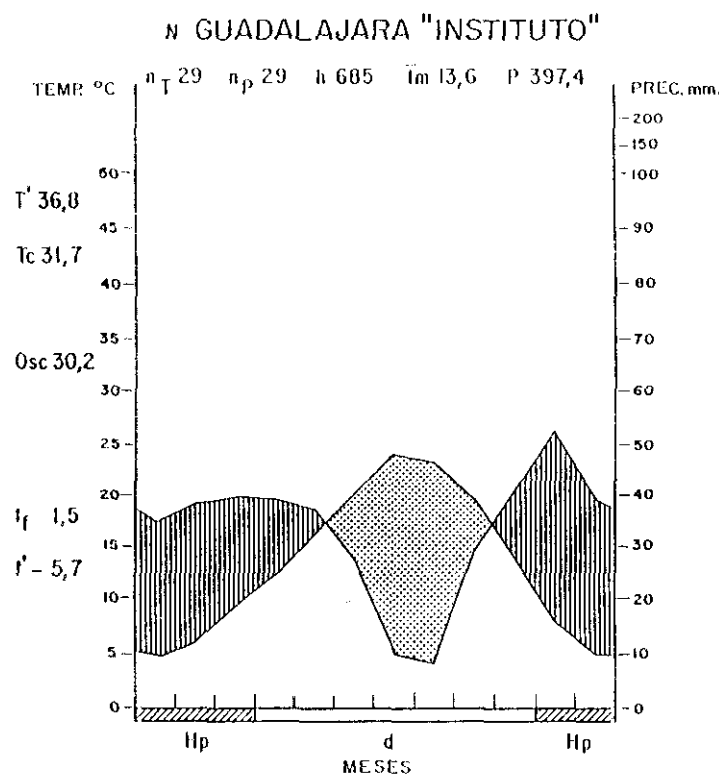


Figura 3.2. Diagrama climático del Instituto Meteorológico de Guadalajara (Forteza del Rey, 1981)

3.1.5 VEGETACION, CULTIVOS Y APROVECHAMIENTOS

Respecto a la vegetación, la provincia de Guadalajara se encuentra prácticamente desarbolada, a excepción de algunas áreas de las comarcas de la Sierra, Molina de Aragón y Alcarria Baja con repoblaciones de coníferas; en el resto la vegetación existente está constituida por matorral. En consecuencia los aportes de materia orgánica al suelo son mínimos (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 1986).

Según el Mapa de Cultivos y Aprovechamientos de la provincia de Guadalajara (1986) los grupos de cultivos y aprovechamientos más significativos que en conjunto representan más del 80% de la superficie del término municipal de Humanes son:

- Labor intensiva. Ocupa 2.378 ha. Los cultivos de secano son eminentemente cerealistas y es la cebada el cereal más importante. Destaca el sistema de barbecho blanco siendo las rotaciones más comunes: trigo - cebada - barbecho y trigo - cebada - cebada - barbecho.

- Matorral. Ocupa 1067 ha. Se entiende por matorral el terreno poblado predominantemente por especies arbustivas o subfruticasas que ocupan más del 60% de la superficie. Además se engloban también dentro de este tipo de aprovechamiento, las superficies de pastizal asociado a matorral que se caracterizan por una ocupación del último comprendida entre el 20 y 60%.

Si lo comparamos con el Mapa de Cultivos y Aprovechamientos de Jadraque (1977) observamos que han desaparecido las zonas de olivar y viñedo.

- Superficie arbolada. Ocupa poca extensión. La encina y el quejigo forman, en general, masas muy cerradas por la abundancia de los rebrotes de raíz. Su utilización es cinegética. Las choperas son arbolado de ribera que incluyen además de las masas arbóreas lindantes con los ríos y barrancos, repoblaciones de chopo destinadas a la producción de madera. Las alamedas naturales de ribera, están acompañadas frecuentemente por *Ulmus sp.*, *Salix sp.*, *Fraxinus angustifolia* y *Alnus glutinosa*.

A lo largo del Sorbe aparecen alisedas. Así, los primeros alisos están localizados en las cercanías de la cola del embalse del Pozo de los Ramos. Aguas abajo del pantano comienza la aliseda, en principio continua, aunque se encuentra interrumpida en varios puntos por acción humana. Entre las agrupaciones de alisos repartidas a lo largo del curso del río debemos destacar las situadas en los términos municipales de Puebla de Beleña y Humanes. La primera es una aliseda muy extensa y poco influenciada por el hombre. Los alisos forman, generalmente bosquetes dispersos de árboles de mucha edad entre los que se encuentran ejemplares jóvenes y colonizan incluso zonas pedregosas en las márgenes y las islas del cauce. También existen formaciones en galería de poca extensión que luego dan lugar a bosquetes en los que los alisos se entremezclan con chopos, fresnos y sauces. En cuanto a la aliseda de Humanes, se localiza en los últimos kilómetros del río y continúa hasta la desembocadura. En el tramo superior los alisos alternan con chopos, formando bosquetes ribereños. A continuación aparece una zona en la que hace años se cortaron árboles. Actualmente a partir de semillas traídas por el viento y el agua aparecen espontáneamente matorrales ribereños. Más adelante, la aliseda está plenamente recuperada como ripisilva monoespecífica constituida por un bosque en galería de árboles rebrotados, entre los que aparecen algunos árboles viejos. En el tramo anterior a la confluencia con el Henares aparecen grandes claros. Sin embargo la aliseda vuelve a recuperarse (Schmitz y Bermúdez de Castro, 1982).

La vegetación natural de la comarca que recoge el área de estudio es típica de la formación Durilignosa (bosques esclerófilos) con características más o menos continentales y se encuadra sintaxonómicamente en la serie mesosupramediterránea de la encina, *Junipero oxycedri-Querceto rotundifoliae sigmetum*. Sin embargo en los márgenes de los ríos el curso de agua y, en menor grado, el clima general de la región condicionan la existencia de geoserias riparias. En el contexto de esta geoserie, la vegetación de las orillas del río Sorbe a su paso por el término de Humanes responde a la serie supramediterránea riparia del aliso, *Galio broteriani-Alneto glutinosae sigmetum*, que se caracteriza porque la clímax edáfica es una formación silvática umbrosa, caducifolia, riparia e higrofítica en la que domina el aliso (*A. glutinosa*) y que la mayoría de las veces está junto a agrupaciones de sauces (*Salix sp.*). La serie destaca también por la presencia de *Galium broterianum* Baiss. & Reuter que se extiende por los márgenes del cauce de agua (Fuente, 1985). Entre sus etapas seriales se puede encontrar el zarzal higrofílico, *Rubus-Rosetum corymbiferae franguletosum alni*, que cubre grandes superficies.

3.2 EL BOSQUE RIPARIO DEL SORBE EN HUMANES

El área de estudio está localizada en el término municipal de Humanes, municipio situado en la zona occidental de la provincia de Guadalajara (coordenadas UTM: 30TVL879218, 30TVL879217, 30TVL884218 y 30 TVL884217) sobre un sustrato constituido por distintos niveles de terraza y diluvios cuaternarios. Forma parte de la comarca natural de la Campiña con altitud comprendida entre los 720 m y los 765 m, circundada al este por el Cerro de la Muela (961 m) y al Noroeste por el Pico del Aguila (843 m). Hay abundantes conejos, siendo numerosas sus deyecciones y madrigueras. Existe pastoreo de oveja. En las zonas bajas,

a lo largo del río se sitúan los terrenos regados ocupando primeras terrazas. El sistema de riego es por aspersión bien con agua elevada del río a través de un sistema de tuberías, bien con agua de pozos cercanos al cauce.

Perpendicularmente al río Sorbe, discurren la vía de ferrocarril Madrid-Barcelona y la carretera local que comunica Humanes con Cogolludo, cuyo km 2 está a la altura de la zona muestreada, y paralelamente al mismo y por su margen derecha, una pista con firme en bastante mal estado que saliendo de la carretera anteriormente citada llega hasta una fábrica de harina abandonada y termina en Humanes. Es una zona antropomorfizada, próxima al núcleo urbano, rodeada por terrenos de labor y viviendas unifamiliares (figura 3.3)

La zona de estudio (figura 3.4) es un bosque ribereño en el que podemos distinguir una aliseda plenamente establecida como ripisilva monoespecífica que se extiende desde la fábrica de harina hasta el puente de la carretera local Humanes-Cogolludo y constituye la zona denominada **ARBOLES DE ALISO** (figura 3.5). La aliseda es un bosque en galería de árboles de diferentes edades y alturas que oscilan entre los 8 y 20 m. La densidad es de 0.7 árboles/m sobre un sustrato de textura franco-arenosa (65.8% de arena, 21.0% de limo y 13.2 % arcilla) (Pozuelo, 1991). Junto con *Alnus glutinosa*, aparecen diversas herbáceas, anuales y vivaces, entre las que destacan: *Urtica urens* L., *Scirpus holoschoenus* L., *Geranium robertianum* L., *Mentha suaveolens* Ehrh., *Rubus ulmifolius* Schott, *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) Beauv., *Daphne gnidium* L., *Solanum dulcamara* L., *Poa nemoralis* L. y *Galium broterianum* Baiss. & Reuter.

La continuidad de la aliseda se interrumpe en pequeños claros debidos a la deforestación y por la presencia de una mancha de 40 m de longitud de *Phragmites communis* Trin. y *Typha latifolia* L. que también aparece en la lengua de río que separa la orilla derecha de una zona que denominamos **MATORRAL DE ALISO** (figura 3.5), en la que a partir de semillas traídas por el agua y el viento aparecen espontáneamente matorrales ribereños con alturas que oscilan entre 0.5 y 3 m. La textura del suelo es franco-arcillo-arenosa (47.4% de arena, 28.9% de limo y 23.7% de arcilla) (Pozuelo, 1991). Acompañan a los matorrales de aliso como especies más características: *Scirpus holoschoenus* L., *Geranium robertianum* L., *Ranunculus* sp., *Lotus corniculatus* L., *Melilotus alba* Medicus, *Trifolium repens* L. y *Prunella vulgaris* L.

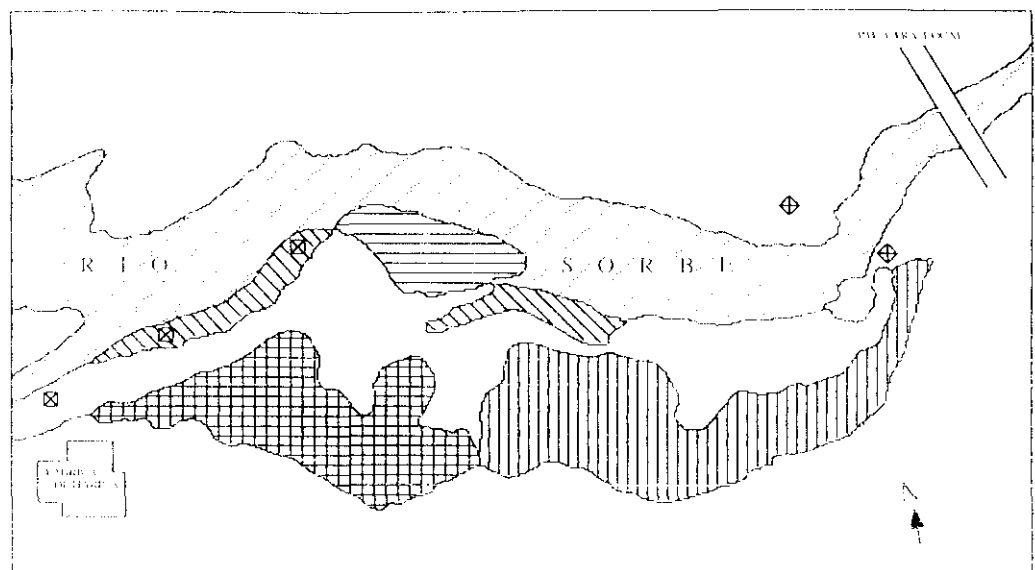
En su discurrir por este tramo el río Sorbe es coto de pesca, por lo que los alisos de las márgenes, tanto árboles como matorral, son podados sistemáticamente en sus ramas inferiores para no dificultar las labores piscícolas.

Frente a la zona de matorral de aliso en el margen derecho del río y separada por una zona desprovista de arbolado, se encuentra un bosque de chopos que es la zona denominada **CHOPERA** (figura 3.5), son chopos clónicos (*Populus x hybrida* Moench I-214 clónico) con una densidad de 0.86 árboles/m² y alturas entre 4 y 6 m. El suelo es de textura franco-arenosa (arena 65.8%, limo 18.4% y arcilla 15.8%) (Pozuelo, 1991). Toda la zona está cubierta por un césped en el que podemos destacar: *Avena sterilis* L., *Bromus diandrus* Roth, *B. hordeaceus* L., *B. madritensis* L., *Elymus pungens* (Pers.)Melderis, *Poa pratensis* L., *Trifolium angustifolium* L., *T. glomeratum* L., *T. pratense* L., *Medicago minima* Lam., *M. orbicularis* All., *Melilotus officinalis* Lam., *Vicia sativa* L., *Ononis natrix* L., *Galium broterianum* Baiss. & Reuter, *Plantago major* L., *Sanguisorba minor* Scop., *Geranium robertianum* L.

Lindando con la chopera, y hacia la carretera, se encuentra un **BOSQUETE MIXTO** (figura 3.5.) muy denso en el que alternan los alisos con chopos (*Populus alba* L. y *Populus x hybrida* Moench I-214 clónico), fresnos (*Fraxinus angustifolia* Vahl) y sauces (*Salix alba* L.) con predominio de estos últimos. Además aparece casi todo el suelo cubierto por zarzales de *Rubus ulmifolius* Schott aunque también se encuentran entre otras: *Crataegus*



Figura 3.3. Demarcación de la zona de muestreo








-  ARBOLES
-  MATORRAL
-  CHOPERA
-  BOSQUETE
-  SIN ARBOLADO

Figura 3.4. Localización de las zonas de muestreo. (Pozuelo 1991)

monogyna Jacq., *Rosa* sp., *Senecio vulgaris* L., *Poa nemoralis* L. El suelo es de textura franco arenosa (57.9% de arena, 26.3% de limo y 15.8% de arcilla) (Pozuelo, 1991).

Entre el matorral de aliso y la chopera se encuentra una **ZONA SIN ARBOLADO** (figura 3.5) con suelo franco-arenoso (73.7% de arena, 15.8% de limo y 10.5% de arcilla) (Pozuelo, 1991) donde se desarrolla un pastizal húmedo de composición florística semejante a la zona de la chopera y además *Genista scorpius* (L.) DC. e *Hypericum perforatum* L. entre otras.

A continuación en las tablas 3.2 y 3.3, analizamos la cobertura de las leguminosas y la superficie total de la zona muestreada que está cubierta por ellas.

TABLA 3.2
COBERTURA MEDIA DE LAS LEGUMINOSAS (%)

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
1	0.22	0.44	2.00	4.44	4.22	12.22	6.00	8.67	4.22	4.44	3.33	0.00
2	1.12	1.33	3.78	8.67	11.78	6.22	4.22	7.11	3.78	4.44	1.56	0.67
3	0.00	0.00	0.00	1.11	4.67	2.67	0.22	1.78	0.67	0.00	0.00	0.00
4	0.44	0.22	1.55	0.89	0.67	1.78	1.11	1.78	0.44	0.00	0.00	2.44

1 *Trifolium* spp.

2 *Medicago* spp.

3 *Melilotus* spp.

4 Otras leguminosas

TABLA 3.3
SUPERFICIE MEDIA TOTAL CUBIERTA POR LEGUMINOSAS (M²)

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
1	26.4	52.8	240.0	532.8	506.4	1466.4	720.0	1040.4	506.4	532.8	399.6	0.0
2	134.4	159.6	453.6	1040.4	1413.6	746.4	506.4	853.2	453.6	532.8	187.2	80.4
3	0.0	0.0	0.0	133.2	560.4	320.4	26.4	213.6	80.4	0.0	0.0	0.0
4	52.8	26.4	186.0	106.8	80.4	213.6	133.2	213.6	52.8	0.0	0.0	292.8
T	213.6	238.8	879.6	1813.2	2560.8	2746.8	1386.0	2320.8	1093.2	1065.6	586.8	373.2

1 *Trifolium* spp.

2 *Medicago* spp.

3 *Melilotus* spp.

4 Otras leguminosas

T SUMA DE SUPERFICIES



B



D



A



C

Figura. 3.5. Zonas de muestreo:
A.- MATORRAL DE ALISO
B.- ARBOLES DE ALISO
C.- CHOPERA Y ZONA SIN ARBOLADO
D.- BOSQUE MIXTO Y ZONA SIN ARBOLADO

4

FIJACION SIMBIOTICA DE NITROGENO

La tasa de fijación viene determinada por factores inherentes a la planta y al microorganismo simbiote, así como por factores del entorno, entre los que destacan la disponibilidad de carbono, nitrógeno y agua (Pate, 1976), la temperatura y humedad relativa del aire, la temperatura del suelo y la intensidad luminosa. Por ello las variaciones a lo largo del tiempo de los factores ambientales originan ritmos circadianos y estacionales de actividad nitrogenásica que no dependen de las características genéticas y fisiológicas de la planta o del microorganismo, si bien determinan el grado de adaptabilidad del sistema simbiótico a las variaciones del medio (Schmitz *et al.*, 1983)

Se midió la fijación simbiótica de nitrógeno indirectamente mediante el estudio de la actividad reductora de acetileno (ARA) en ejemplares arbóreos y arbustivos de aliso y en el conjunto de leguminosas presentes en la zona.

4.1 FLUCTUACION MENSUAL DEL ARA EN *Alnus glutinosa*

Los nódulos se repartían regularmente por la porción superior del sistema radical de los árboles. Aparecían en gruesos racimos que en algunos casos llegaban a tener 10 cm de diámetro, en raíces gruesas, con color entre castaño oscuro y anaranjado. También había nódulos necrosados de color negro. En el matorral aparecían aislados o reunidos en pocos lóbulos con color pardo oscuro.

En las tablas 4.1 y 4.2 y en la figura 4.1 se exponen los resultados obtenidos mensualmente a lo largo de dos años. Cada valor de ARA es la media de 10 réplicas, todas las muestras se recogieron entre las 10 y las 11 horas y se comparan con las temperaturas registradas en la superficie de la raíz, del suelo, del ambiente y del dosel, y con la intensidad luminosa fuera y bajo el dosel.

En los árboles de aliso, las oscilaciones mensuales de ARA siguen un patrón estacional semejante durante los dos años del estudio, si bien el primer año hay dientes de sierra (figura 4.1) antes de los máximos que en el segundo no aparecen, con dos mínimos anuales, en enero (invierno) cuando la actividad reductora de acetileno es nula, y en agosto (verano). También hay dos máximos, en el primer año corresponden a los meses de mayo (primavera), 11035.88 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹ y noviembre (otoño), 14527.26 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹; y en el segundo año en los meses de mayo (primavera) 16860.42 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹ y octubre (otoño) 2403.81 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹. Este patrón estacional coincide con lo observado por Bermúdez de Castro *et*

TABLA 4.1

VALORES DE LOS PARAMETROS ANALIZADOS EN LA RECOGIDA DE NODULOS DE ALISOS ARBOREOS DURANTE DOS AÑOS

MES RECOGIDA	TEMPERATURA (°C)					INT. LUMINOSA (Luxes)		ARA*
	R	SSB	SS	A	D	AMBIENTE	DOSEL	
ENERO	3.5	3.0	3.0	2.5	2.5	7000	7000	0
FEBRERO	10.0	11.0	12.0	12.0	12.0	22000	6000	13.11
MARZO	7.5	7.0	8.0	6.0	6.0	18000	6000	3591.67
ABRIL	14.0	17.0	19.0	20.0	17.5	28000	4000	1839.58
MAYO	14.5	19.0	20.0	21.0	20.5	14000	6000	11035.88
JUNIO	16.0	17.0	20.0	19.0	18.0	5000	3000	3590.36
JULIO	18.0	18.5	22.0	21.0	20.0	1500	2000	2795.55
AGOSTO	17.0	18.0	20.0	19.0	18.0	3500	1500	424.79
SEPTIEMBRE	16.0	15.5	16.0	17.0	17.0	17000	3000	5637.49
OCTUBRE	15.0	15.0	16.0	16.0	15.0	12000	6000	2486.40
NOVIEMBRE	9.5	10.0	10.0	10.5	10.0	7000	4000	14527.26
DICIEMBRE	7.0	6.0	6.0	5.0	5.0	5000	4000	388.16
ENERO	6.0	4.0	6.0	5.0	5.0	7000	7000	0
FEBRERO	1.5	4.0	7.5	6.0	7.0	19000	10000	16.30
MARZO	8.0	9.0	12.0	8.5	8.5	14000	11000	1907.44
ABRIL	12.0	14.0	16.0	13.0	12.5	15000	7000	3445.04
MAYO	19.0	20.0	23.0	18.0	18.0	14000	6000	16860.42
JUNIO	15.0	17.0	18.0	19.0	19.0	2000	1500	2221.33
JULIO	18.0	20.5	22.0	21.5	21.0	2000	1500	1342.52
AGOSTO	15.0	16.0	16.0	17.0	17.0	4000	1000	149.53
SEPTIEMBRE	14.0	14.0	14.0	14.0	13.5	15000	5000	1982.96
OCTUBRE	11.0	12.0	12.0	12.5	12.0	12000	4000	2403.81
NOVIEMBRE	8.5	9.0	9.0	8.0	8.0	4600	4500	541.50
DICIEMBRE	6.0	2.0	2.5	3.0	3.5	12000	10000	11.06

* ARA nM C₂H₄ g⁻¹(peso seco nódulo) h⁻¹

R raíz

SSB suelo sombra

SS suelo sol

A ambiente

D dosel

TABLA 4.2

VALORES DE LOS PARAMETROS ANALIZADOS EN LA RECOGIDA DE NODULOS DEL MATORRAL DE ALISOS DURANTE DOS AÑOS

MES RECOGIDA	TEMPERATURA (°C)					INT. LUMINOSA (Luxes)		ARA*
	R	SSB	SS	A	D	AMBIENTE	DOSEL	
ENERO	2.5	3.0	3.0	2.0	2.0	19000	19000	0
FEBRERO	7.0	12.0	12.0	11.0	11.0	40000	36000	0
MARZO	8.0	7.0	11.0	6.0	6.0	60000	58000	34.06
ABRIL	15.0	22.0	26.0	23.0	23.0	72000	60000	9517.23
MAYO	16.0	19.5	24.0	23.5	23.0	66000	60000	999.36
JUNIO	18.0	19.0	22.0	21.0	20.0	96000	30000	553.32
JULIO	19.0	20.0	23.0	22.0	21.0	42000	24000	12433.36
AGOSTO	18.0	21.0	25.0	22.0	22.0	43000	10000	865.09
SEPTIEMBRE	17.5	17.0	17.5	19.0	16.5	16000	8000	2659.40
OCTUBRE	16.0	17.0	17.0	18.0	17.0	30000	5000	4128.17
NOVIEMBRE	9.0	12.0	13.0	12.0	12.0	18000	17000	555.59
DICIEMBRE	5.0	6.0	6.0	5.0	5.0	6000	6000	0.00
ENERO	6.0	6.0	6.0	7.0	7.0	15000	15000	0
FEBRERO	4.0	7.5	8.0	8.0	8.0	62000	62000	0
MARZO	8.0	9.0	12.0	9.5	10.0	42000	36000	142.45
ABRIL	12.0	14.0	16.0	14.0	13.5	46000	27000	5089.71
MAYO	19.0	19.0	22.0	17.0	17.0	66000	32000	4007.39
JUNIO	18.0	25.0	29.0	28.0	27.0	108000	36000	4643.99
JULIO	20.0	21.0	24.0	25.0	24.0	72000	34000	3731.43
AGOSTO	16.0	16.0	20.0	19.0	17.5	46000	12000	512.10
SEPTIEMBRE	14.5	14.0	14.0	13.0	13.5	20000	12000	336.01
OCTUBRE	12.0	12.0	15.0	13.5	12.5	20000	7000	1441.74
NOVIEMBRE	7.0	8.0	8.0	7.5	8.0	4800	4700	22.82
DICIEMBRE	4.0	4.0	6.0	5.0	5.0	30000	30000	0

* ARA nM C₂H₄ g⁻¹(peso seco nódulo) h⁻¹

R raíz

SSB suelo sombra

SS suelo sol

A ambiente

D dosel

Figura 4.1. Fluctuación mensual de la actividad reductora de acetileno durante dos años, comparada con las temperaturas e intensidades luminosas

A.- ARBOLES DE ALISO

B.- MATORRAL DE ALISO

C.- CONJUNTO DE LAS LEGUMINOSAS

En A y B ARA $n\text{MC}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1}(\text{peso seco nódulo}) \text{ h}^{-1}$

En C ARA $n\text{MC}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1}(\text{peso seco raíz}) \text{ h}^{-1}$

En A, B y C:

Temperatura superficie de la raíz

Temperatura del suelo a la sombra

Temperatura del suelo al sol

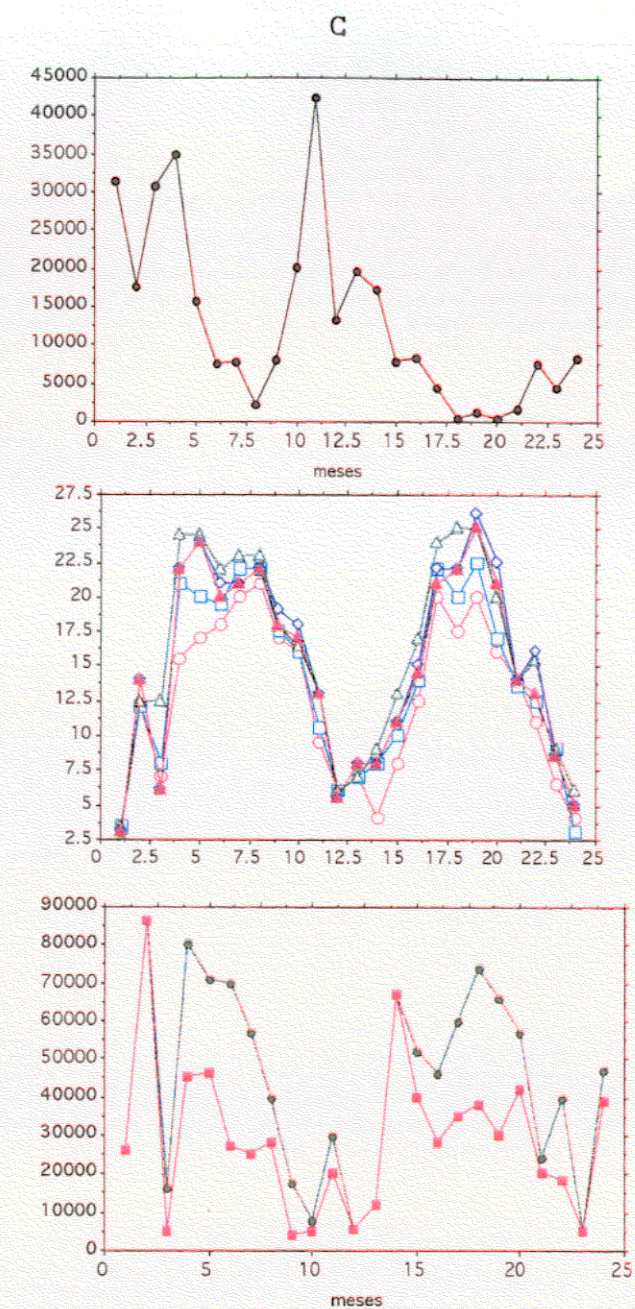
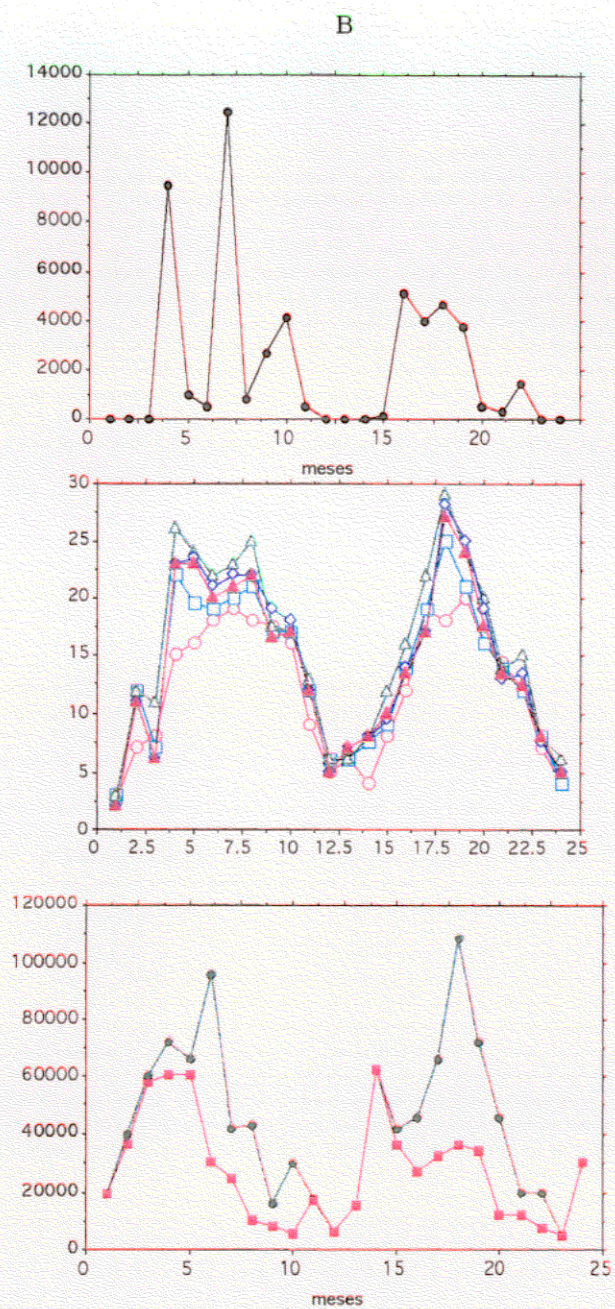
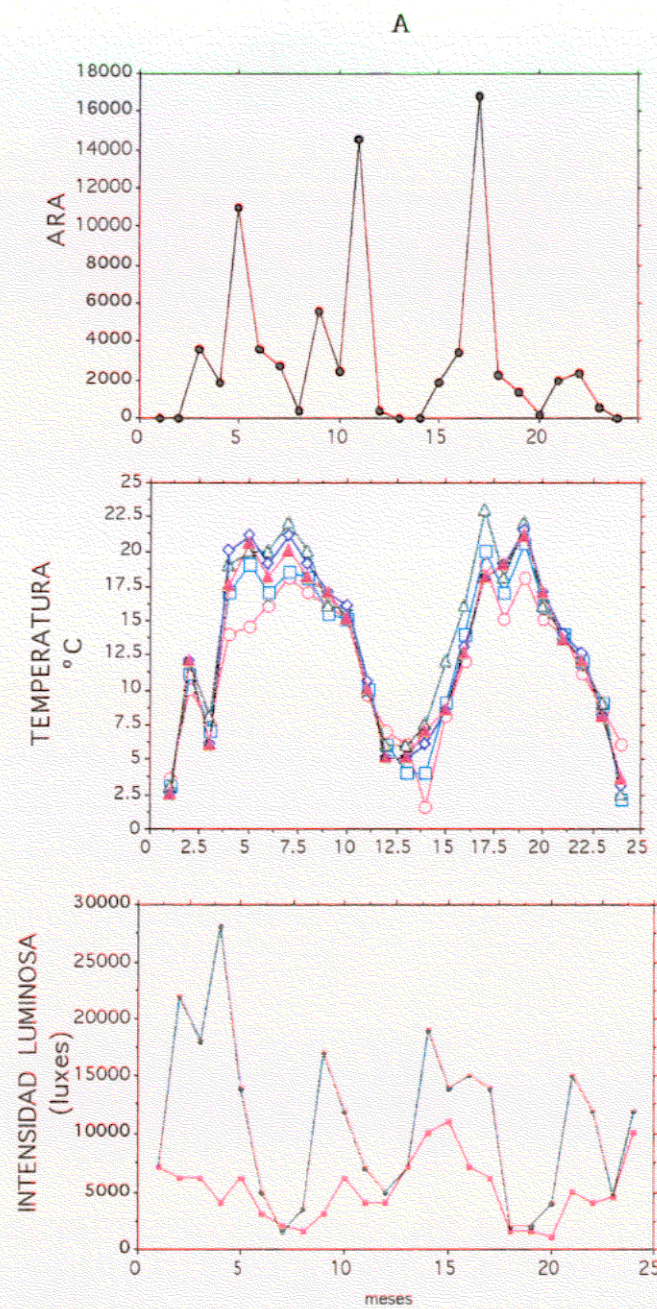
Temperatura del ambiente

Temperatura del dosel

Intensidad luminosa fuera del dosel

Intensidad luminosas bajo el dosel

eje de las x de 1 a 24: desde enero, febrero, ...primer año a diciembre segundo año



al. (1990) en *Elaeagnus angustifolia* L. y por Moro *et al.* (1992) en *Adenocarpus decorticans* Boiss.

En el matorral de alisos no hay actividad reductora de acetileno durante los meses de diciembre, enero y febrero (invierno). Durante el primer año, hay una subida en abril (primavera), $9517.23 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para luego descender en los dos meses sucesivos y volver a subir en el mes de julio en que se alcanza un máximo, $12433.36 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$. En el segundo año las medias del ARA durante estos meses de abril, mayo, junio y julio son más semejantes con máximo en el mes de abril, $5089.71 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$. En los dos años se produce un descenso en el mes de agosto para en el otoño volver a dar otro máximo en octubre, $4128.17 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ el primer año y $1441.74 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ el segundo año. El ARA como hemos dicho es nulo durante los meses de diciembre, enero y febrero, mientras que en los árboles este valor sólo aparece en enero, esto se explicaría por el hecho de que los árboles tienen alturas muy considerables, los últimos fotosintatos tardan más tiempo en llegar al nódulo, por lo que se retardaría el bloqueo de la nitrogenasa. Pudimos observar también que la apertura de yemas se realizó antes en los árboles que en el matorral, iniciándose así en aquéllos el periodo vegetativo y la fijación con anterioridad.

El valor absoluto más alto fue de $88829.82 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en el mes de mayo de 1988 en los árboles, mientras que en el matorral la medida más alta fue de $68912.30 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en el mes de abril de 1987.

El análisis de la varianza (tabla 4.3) en que consideramos dos factores de variación meses y edad de los alisos y como réplicas en cada mes los valores de los dos años, indica que no existen diferencias significativas entre los árboles y el matorral, $F = 2.26$ pero sí entre los valores del ARA de los meses y de la interacción ($p < 0.01$), con $F = 3.84$ y $F = 3.67$, respectivamente. Por consiguiente el factor temporal influye de distinta manera en los árboles y el matorral.

TABLA 4.3
ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA DE LOS ALISOS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	10	2.5106E+08	3.8410	0.01
Edad	1	1.4792E+08	2.2632	n.s
Interacción	10	2.3957E+08	3.6654	0.01

En el cuadro de comparación entre las medias de los meses (tabla 4.4) vemos como hay diferencias significativas y no significativas. Así, por ejemplo, el mes de mayo tiene diferencias significativas con todos los demás excepto con julio y abril, y los meses de junio, septiembre y octubre solamente tienen diferencias significativas con el mes de mayo.

En el anova realizado con los valores mensuales del primer año de muestreo (tabla 4.5) existen diferencias significativas entre los meses, $F = 2.31$ ($p < 0.05$) y entre los valores de ARA de la interacción, $F = 3.29$ ($p < 0.01$), pero no entre los árboles y el matorral de aliso,

$F = 1.38$. En el cuadro de comparación entre las medias de los meses (tabla 4.6), apreciamos como la mayoría de las diferencias no son significativas. Así, septiembre y octubre no tienen diferencias significativas con ninguno de los otros meses, mientras que julio es el que tiene más diferencias significativas, en concreto con febrero, marzo, junio, agosto y diciembre ($p < 0.05$).

TABLA 4.4

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL ARA DE LOS ALISOS

	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
DIC	n.s	n.s	***	***	n.s	***	n.s	n.s	n.s	**
NOV	**	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	
OCT	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s		
SEP	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s			
AGO	n.s	n.s	**	***	n.s	**				
JUL	***	**	n.s	n.s	n.s					
JUN	n.s	n.s	n.s	***						
MAY	***	***	n.s							
ABR	***	n.s								
MAR	n.s									

*** $p < 0.01$

** $p < 0.05$

n.s no significativa

El análisis empleado en todas las tablas de significación de las diferencias es el LSD

TABLA 4.5

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA. AÑO 1986-87

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	10	1.6194+E08	2.3078	0.05
Edad	1	9.6805+E07	1.3795	n.s
Interacción	10	2.3119+E08	3.2946	0.01

En el análisis de la varianza en que incluimos los valores de ARA mensuales, desde noviembre de 1987 a octubre de 1988 (tabla 4.7), aparecen, únicamente, diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los meses, $F = 3.20$, pero no entre los árboles y el matorral, $F = 0.94$, ni entre los valores de ARA de la interacción, $F = 1.51$. Por consiguiente en este caso, el factor temporal influye de la misma forma en los ejemplares arbóreos y arbustivos. El cuadro de comparación entre las medias de los meses (tabla 4.8) pone de manifiesto que las diferencias significativas se establecen entre el mes de mayo y todos los demás, con $p < 0.01$ en todos los casos, excepto con abril en que $p < 0.05$.

TABLA 4.6

**SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL
ARA. AÑO 1986-87**

	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
DIC	n.s	n.s	**	**	n.s	**	n.s	n.s	n.s	**
NOV	**	**	n.s	n.s	**	n.s	**	n.s	n.s	
OCT	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s		
SEP	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s			
AGO	n.s	n.s	n.s	**	n.s	**				
JUL	**	**	n.s	n.s	**					
JUN	n.s	n.s	n.s	n.s						
MAY	**	n.s	n.s							
ABR	**	n.s								
MAR	n.s									

*** p<0.01 ** p<0.05 n.s no significativa

TABLA 4.7

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA. AÑO 1987-88

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	10	1.8581E+08	3.1995	0.01
Edad	1	5.4543E+07	0.9392	n.s
Interacción	10	8.7863E+07	1.5129	n.s

TABLA 4.8

**SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL
ARA. AÑO 1987-88**

	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
DIC	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
NOV	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	
OCT	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s		
SEP	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s			
AGO	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s				
JUL	n.s	n.s	n.s	***	n.s					
JUN	n.s	n.s	n.s	***						
MAY	***	***	**							
ABR	n.s	n.s								
MAR	n.s									

*** p<0.01 ** p<0.05 n.s no significativa

En los árboles, el análisis de la varianza (tabla 4.9) indica que hay diferencias significativas entre los meses ($p < 0.01$), $F = 3.83$, pero no entre los años ni entre los valores de ARA de la interacción meses-años, $F = 1.27$ y $F = 1.35$, respectivamente. El cuadro de comparación entre las medias de los meses (tabla 4.10) señala que únicamente hay diferencias significativas entre el mes de mayo y todos los demás, y entre el mes de noviembre y los meses de febrero, mayo, agosto y diciembre.

TABLA 4.9
ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA DE LOS ARBOLES

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	10	3.2742E+08	3.8255	0.01
Años	1	1.0848E+08	1.2674	n.s
Interacción	10	1.1541E+08	1.3484	n.s

TABLA 4.10
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL ARA DE LOS ARBOLES

	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
DIC	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**
NOV	**	n.s	n.s	**	n.s	n.s	**	n.s	n.s	
OCT	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s		
SEP	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s			
AGO	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s				
JUL	n.s	n.s	n.s	***	n.s					
JUN	n.s	n.s	n.s	***						
MAY	***	***	***							
ABR	n.s	n.s								
MAR	n.s									

*** $p < 0.01$

** $p < 0.05$

n.s no significativa

En el matorral, el análisis de la varianza (tabla 4.11) nos indica que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) solamente entre los meses, $F = 3.27$, pero no entre los años, $F = 1.49$, ni entre los valores de ARA de la interacción meses-años, $F = 1.42$. Por consiguiente ocurre lo mismo que en los árboles. El cuadro de comparación entre las medias de los meses (tabla 4.12) pone de manifiesto que las diferencias significativas ($p < 0.01$ y $p < 0.05$) se dan entre el mes de abril y todos los demás, excepto con los meses de julio y octubre, y entre el mes de julio y todos los demás, excepto con el mes de abril.

TABLA 4.11
ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA EN EL MATORRAL

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	8	1.7020E+08	3.2663	0.01
Años	1	7.7591E+07	1.4890	n.s
Interacción	8	7.4141E+07	1.4228	n.s

TABLA 4.12
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL ARA DEL MATORRAL

	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
NOV	n.s	***	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	
OCT	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s		
SEP	n.s	**	n.s	n.s	***	n.s			
AGO	n.s	***	n.s	n.s	***				
JUL	***	n.s	**	**					
JUN	n.s	**	n.s						
MAY	n.s	**							
ABR	***								

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

Como no encontramos diferencias significativas entre los árboles y el matorral y en el estudio de las leguminosas consideramos todas juntas, hicimos otro análisis de la varianza (tabla 4.13) en que consideramos como réplicas en cada mes los valores de alisos arbóreos y arbustivos. El resultado nos indica que existen diferencias significativas entre los meses, como ya sabíamos, $F = 3.65$ ($p < 0.01$), pero no entre los años ni entre los valores de ARA de la interacción, por consiguiente la fluctuación mensual es semejante en los dos años.

TABLA 4.13
ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA DE LOS ALISOS (ARBOREOS + ARBUSTIVOS)

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	10	2.5117E+08	3.6545	0.01
Años	1	1.6897E+08	2.4584	n.s
Interacción	10	9.6533E+07	1.4045	n.s

4.2 FLUCTUACION MENSUAL DEL ARA EN LAS LEGUMINOSAS

En la tabla 4.14 y figura 4.1 se exponen los resultados obtenidos mensualmente a lo largo de dos años, donde cada valor de ARA es la media de 10 réplicas, todas las muestras se recogieron entre las 10 y las 11 horas y se comparan con las temperaturas registradas en la superficie de la raíz, del suelo, del ambiente y del dosel y con la intensidad luminosa fuera y bajo el dosel.

Los valores del ARA durante el año junio 86 - mayo 87 son mayores que durante el periodo noviembre 87 - octubre 88, posiblemente, porque durante el primer año, al ser importante la fijación de nitrógeno atmosférico, se produce un enriquecimiento del suelo en este nutriente por la descomposición de las leguminosas, lo que puede ocasionar que en el siguiente periodo sea más rentable para la planta captar el nitrógeno del suelo. También puede influir que unas especies reemplazan a otras a lo largo del tiempo lo que puede originar una amortiguación de las fluctuaciones por la distinta composición de especies.

Durante el primer año hay dos máximos, uno en noviembre (otoño), 42306.57 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, y otro en abril (primavera), 34921.16 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, y un mínimo en agosto, 2091.97 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹. Los niveles más bajos son los de los meses de verano, mientras que en el resto del año hay algunos meses con valores altos, en torno a los 30000 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹ (enero, marzo, abril). Durante el segundo año, los niveles de ARA son muchísimo más bajos, con máximo en enero, 19585.73 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, y mínimos en junio y agosto, 551.82 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹ y 379.51 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, respectivamente. Los niveles más altos corresponden a los meses de invierno y los más bajos a los meses de verano. Por consiguiente el patrón estacional es distinto en los dos años.

Los valores absolutos más altos se obtuvieron en abril 87, 110620.10 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, noviembre 86, 108057.96 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, y enero 87, 99428.33 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹.

El análisis de la varianza (tabla 4.15) pone de manifiesto que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los valores de ARA de los meses, $F = 5.27$, de los años, $F = 35.54$, y de la interacción, $F = 2.38$. Como hemos visto en el apartado anterior (4.1), en los alisos solamente había diferencias significativas entre los meses pero no entre los años ni entre la interacción, mientras que en el anova de las leguminosas todas las diferencias son significativas. En el cuadro de comparación entre las medias de los meses (tabla 4.16) vemos como existen diferencias significativas y no significativas entre todos los meses. Así, entre enero, febrero, marzo, abril y junio, julio, agosto y septiembre.

TABLA 4.15

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA DE LAS LEGUMINOSAS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	1.3939E+09	5.2735	0.01
Años	1	9.3949E+09	35.5432	0.01
Interacción	11	6.3003E+08	2.3835	0.01

TABLA 4.14

VALORES DE LOS PARAMETROS ANALIZADOS EN LA RECOGIDA DE NODULOS DEL CONJUNTO DE LAS LEGUMINOSAS DURANTE DOS AÑOS

MES RECOGIDA	TEMPERATURA (°C)					INT. LUMINOSA (Luxes)		ARA*
	R	SSB	SS	A	D	AMBIENTE	DOSEL	
ENERO	3.0	3.5	3.5	3.0	3.0	26000	26000	31469.36
FEBRERO	12.0	12.0	12.5	14.0	14.0	86000	86000	17677.10
MARZO	7.0	8.0	12.5	6.0	6.0	16000	5000	30833.91
ABRIL	15.5	21.0	24.5	22.0	22.0	80000	45000	34921.16
MAYO	17.0	20.0	24.5	24.0	24.0	71000	46000	15707.05
JUNIO	18.0	19.5	22.0	21.0	20.0	70000	27000	7503.18
JULIO	20.0	22.0	23.0	21.0	21.0	57000	25000	7948.25
AGOSTO	21.0	22.0	23.0	22.0	22.0	40000	28000	2091.97
SEPTIEMBRE	17.0	17.5	18.0	19.0	18.0	17500	4000	8035.88
OCTUBRE	16.0	16.0	16.5	18.0	17.0	8000	5000	20271.26
NOVIEMBRE	9.5	10.5	13.0	13.0	13.0	30000	20000	42306.57
DICIEMBRE	6.0	6.0	6.0	5.5	5.5	5500	5500	13254.19
ENERO	7.0	7.0	7.0	8.0	8.0	12000	12000	19585.73
FEBRERO	4.0	8.0	9.0	8.0	8.0	67000	67000	17323.60
MARZO	8.0	10.0	13.0	11.0	11.0	52000	40000	7837.48
ABRIL	12.5	14.0	17.0	15.0	14.5	46000	28000	8259.18
MAYO	20.0	22.0	24.0	22.0	21.0	60000	35000	4505.36
JUNIO	17.5	20.0	25.0	22.0	22.0	74000	38000	551.82
JULIO	20.0	22.5	25.0	26.0	25.0	66000	30000	1311.82
AGOSTO	16.0	17.0	20.0	22.5	21.0	57000	42000	379.51
SEPTIEMBRE	14.0	13.5	14.0	14.0	14.0	24000	20000	1736.23
OCTUBRE	11.0	12.5	15.5	16.0	13.0	40000	18000	7650.83
NOVIEMBRE	6.5	9.0	9.0	8.5	8.5	4700	4700	4354.14
DICIEMBRE	4.0	3.0	6.0	5.0	5.0	47000	39000	8364.45

*ARA nM C₂H₄ g⁻¹(peso seco raíz) h⁻¹

R raíz

SSB suelo sombra

SS suelo sol

A ambiente

D dosel

TABLA 4.16

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL
ARA DE LAS LEGUMINOSAS

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
DIC	***	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**
NOV	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	***	n.s	
OCT	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s		
SEP	***	**	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s			
AGO	***	***	***	***	n.s	n.s	n.s				
JUL	***	**	***	***	n.s	n.s					
JUN	***	**	***	***	n.s						
MAY	***	n.s	n.s	**							
ABR	n.s	n.s	n.s								
MAR	n.s	n.s									
FEB	n.s										

*** p<0.01 ** p<0.05 n.s no significativa

4.3 FLUCTUACION DIARIA DEL ARA EN EJEMPLARES ARBUSTIVOS DE *Alnus glutinosa*

Este estudio se realizó en verano, otoño y primavera pero no en invierno porque como se pudo ir comprobando con los muestreos mensuales, la fijación era muy pequeña o nula.

Los resultados se comparan en la la tabla 4.17 y figura 4.2 con las temperaturas registradas en la raíz de los matorrales, del suelo a la sombra, del suelo al sol, del ambiente y del dosel, y la intensidad luminosa fuera y bajo el dosel de los alisos.

La variación diaria estival se midió en la última semana de julio y se obtuvo un máximo a las 7 de la mañana, 3275.60 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, justamente coincidiendo con el primer registro de temperatura del suelo al sol, y otro máximo a las 7 de la tarde, 2630.22 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹ que coincide con el último registro de temperatura del suelo al sol y justamente antes de la puesta. También se obtuvieron dos mínimos, uno a la 1 de la madrugada, 21.33 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, en oscuridad y otro a la 1 de la tarde, 137.60 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹ cuando se alcanza el máximo de intensidad luminosa ambiental y prácticamente, también, la temperatura más alta. Como podemos observar tanto entre los máximos como entre los mínimos hay una diferencia de 12 horas.

La fluctuación diaria otoñal se midió a mediados de noviembre y se obtuvo un máximo a las 5 de la mañana, 956.31 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, antes del amanecer y otro a las 11 de la mañana, 1042.04 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹. Ambos son prácticamente de la misma intensidad y el resto de las mediciones tienen poca variabilidad entre ellas no habiendo un mínimo bien definido. Lo mismo podemos decir de las temperaturas, que oscilan entre 8°C de mínima y 14°C de máxima. Donde hay oscilaciones patentes es en la intensidad de luz porque fue un día de claros y nubes. Entre los máximos hay una diferencia de 6 horas.

La oscilación diaria primaveral se midió en la primera semana de mayo y se obtuvo un máximo a las 7 de la mañana, 5089.71 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, coincidiendo con el primer registro de la temperatura del suelo al sol y otro máximo a las 7 de la tarde, 4865.26 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹ y

TABLA 4.17. VALORES DE LOS PARAMETROS ANALIZADOS EN EL ESTUDIO DE LA FLUCTUACION DIARIA DEL ARA EN EL MATORRAL DE *A. glutinosa* EN LAS ESTACIONES DE VERANO OTOÑO Y PRIMAVERA

DE A. glutinosa EN LAS ESTACIONES DE VERANO OTONO Y PRIMAVERA									
HORA		TEMPERATURA(°C)					INT. LUMINOSA (Luxes)		ARA
SOLAR	VERANO	R	SSB	SS	A	D	AMBIENTE	DOSEL	(nM C ₂ H ₄ g ⁻¹ (peso seco nodulo) h ⁻¹)
1		17.0	14.0	-	16.0	16.0		-	21.33
3		16.0	14.0	-	14.0	14.0		-	79.11
5		16.0	12.0	-	13.0	13.0	1700	700	121.16
7		19.0	20.0	25.0	23.5	22.5	58000	40000	3275.60
9		19.5	23.0	27.0	26.0	25.0	76000	44000	2063.19
11		21.0	28.0	29.0	29.5	28.5	90000	46000	619.10
13		22.0	29.0	34.0	30.5	29.5	98000	60000	137.60
15		22.0	28.0	30.0	31.0	30.0	82000	42000	1091.49
17		23.0	26.0	27.0	31.0	29.0	52000	40000	1933.88
19		20.0	17.0	23.0	25.0	21.0	4000	1600	2630.22
21		20.0	17.0	-	20.0	20.0	-	-	1433.40
23		18.0	16.0	-	18.0	18.0	-	-	38.74
	OTOÑO								
1		10.5	8.0	-	8.5	8.5	-	-	314.70
3		10.5	8.5	-	9.0	9.0	-	-	132.72
5		10.0	8.0	-	8.5	8.5	-	-	956.31
7		10.0	8.0	-	8.5	8.5	6000	5000	118.17
9		10.0	10.0	12.0	11.0	11.5	42000	36000	107.37
11		10.5	12.0	13.5	12.0	11.5	32000	18000	1042.04
13		10.0	11.0	11.5	11.0	11.5	18000	16000	237.87
15		11.0	13.0	14.0	13.5	14.0	46000	38000	188.98
17		11.0	11.0	-	10.0	10.0	50	25	279.55
19		10.0	10.0	-	11.0	11.0	-	-	341.51
21		11.0	8.0	-	9.0	9.0	-	-	272.35
23		11.0	8.0	-	9.0	9.0	-	-	242.92
	PRIMAVERA								
1		10.0	9.5	-	9.0	9.0	-	-	606.35
3		8.0	7.0	-	7.0	7.0	-	-	149.12
5		10.0	9.0	-	7.0	7.0	1200	200	454.67
7		12.0	14.0	16.0	14.0	13.5	46000	24000	5089.71
9		13.5	16.0	17.5	19.0	18.0	72000	30000	1192.74
11		15.0	19.0	24.0	21.0	20.0	90000	36000	366.46
13		16.0	21.0	22.5	22.0	20.0	88000	40000	116.42
15		16.0	23.0	24.0	24.0	23.0	80000	36000	485.06
17		18.0	20.0	22.5	22.0	20.5	46000	22000	1165.68
19		15.0	15.5	16.5	15.0	15.0	5000	1000	4865.26
21		12.0	11.0	-	12.0	12.0	-	-	989.86
23		11.0	10.0	-	9.0	9.0	-	-	808.57

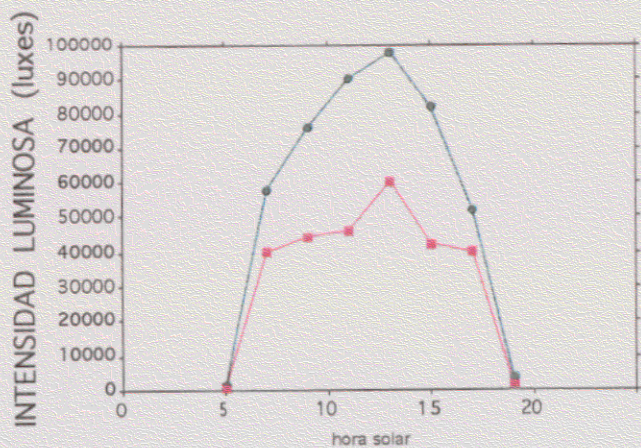
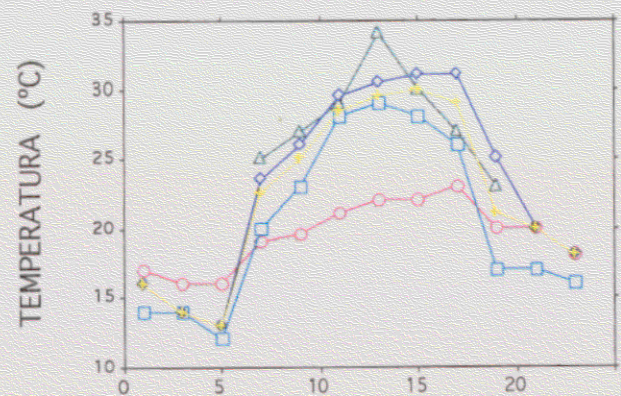
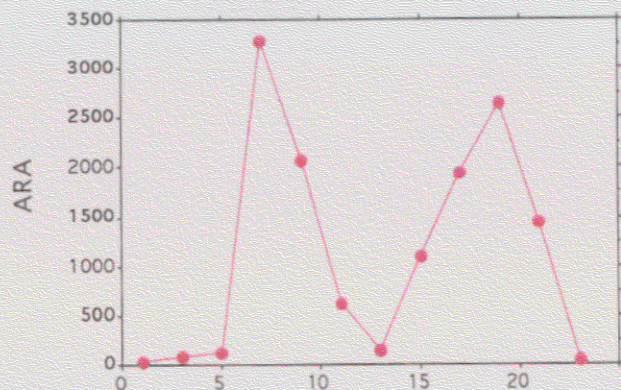
Figura 4.2. Fluctuación diaria de la actividad reductora de acetileno en el matorral de *A. glutinosa* durante las estaciones de verano, otoño y primavera, comparada con las temperaturas e intensidades luminosas

ARA $n\text{MC}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1}(\text{peso seco nódulo}) \text{ h}^{-1}$

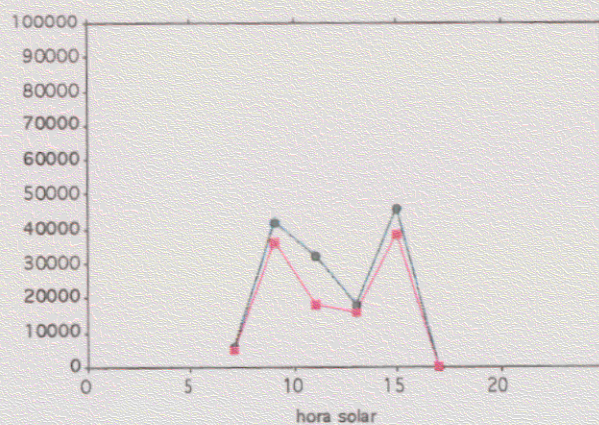
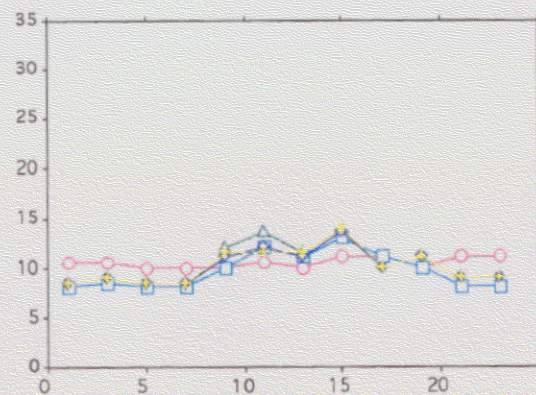
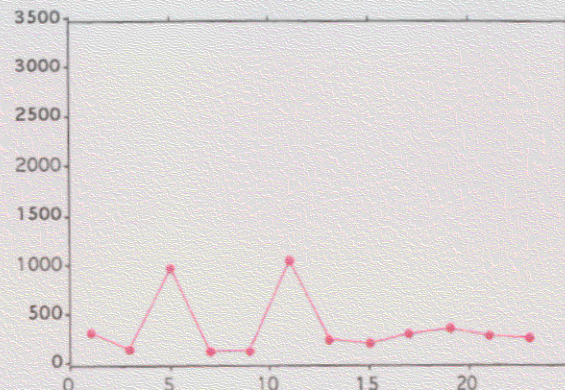
**Temperatura superficie de la raíz
 Temperatura del suelo a la sombra
 Temperatura del suelo al sol
 Temperatura del ambiente
 Temperatura del dosel**

**Intensidad luminosa fuera del dosel
 Intensidad luminosa bajo el dosel**

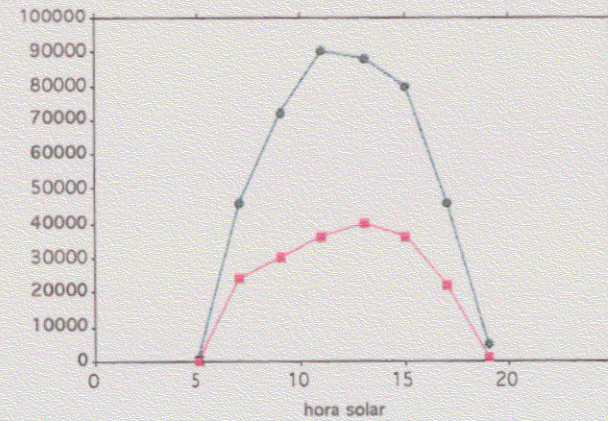
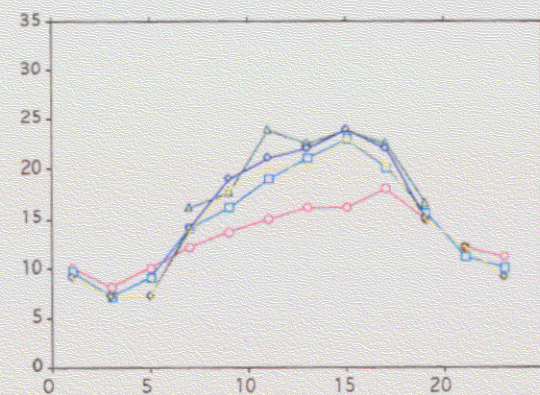
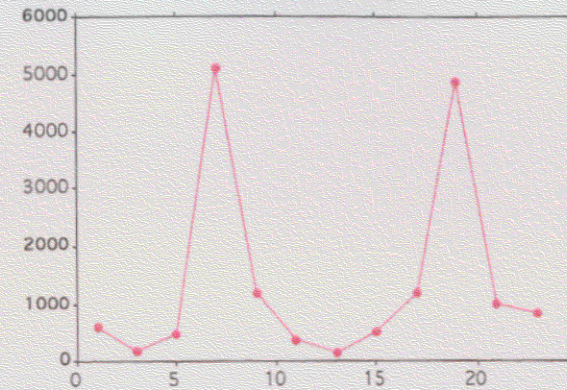
VERANO



OTOÑO



PRIMAVERA



justamente antes del ocaso. Así podemos apreciar como entre los máximos hay una diferencia de 12 horas, coincidiendo con lo que ocurría en el verano, incluso en la hora, si bien los registros son de mayor intensidad. También se obtuvieron dos mínimos, uno a las 3 de la madrugada, $149.12 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en oscuridad, y otro a la 1 de la tarde, $116.42 \text{ nM C}_2\text{H}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ cuando la intensidad luminosa ambiental es de las más elevadas. Entre ambos hay una diferencia de 10 horas, el mínimo de las 13 horas coincide con el que también ocurría en verano, mientras que, el otro mínimo, que en el periodo estival era a la 1 de la madrugada, aquí aparece a las 3.

4.4 EVOLUCION DEL ARA EN *Alnus glutinosa* DURANTE LA PRIMAVERA

Para poder evaluar convenientemente la cantidad de nitrógeno atmosférico que penetra en el bosque a través de árboles caducifolios nodulados, es necesario delimitar el periodo de fijación, conociendo con exactitud en que momento del año comienza la planta a fijar y en que momento cesa la fijación, además de medir los incrementos de nitrógeno fijado.

Aunque el comienzo del periodo vegetativo y el inicio de la fijación de nitrógeno se relacionan, porque los fotosintatos llegados al nódulo desbloquean la inhibición de la nitrogenasa, al vehicular por el xilema el amoníaco excedente, los estudios realizados por Bermúdez de Castro y Schmitz (1981) y Schmitz *et al.* (1983) demuestran que esta relación no está tan ajustada como, a veces, se indica. La fijación de nitrógeno en plantas superiores está relacionada, también, con la fijación de carbono, de tal manera que todo factor medioambiental o biótico que modifique la fotosíntesis va a modificar la diazotrofia (Wheeler y Bowes, 1974).

Por ello, en este trabajo, estudiamos la evolución primaveral de la actividad reductora de acetileno en ejemplares arbóreos de una aliseda riparia y la relacionamos con la variación de diversos parámetros intrínsecos a la planta y del entorno.

Se comenzó el estudio en la primera semana de marzo, porque las medidas del ARA efectuadas en enero y febrero no habían dado actividad alguna, y se repitió cada 7 días, salvo entre el 12 y 26 de abril, hasta mediados de junio. Se terminó cuando la superficie foliar dejó de aumentar.

Para observar el desarrollo de los árboles se midió la longitud de 100 yemas e inflorescencias masculinas, los diámetros menor y mayor de 100 infrutescencias y la superficie del limbo foliar de 100 hojas. También se evaluó la concentración de clorofilas en las hojas y se midieron las temperaturas del ambiente, dosel, suelo y superficie de la raíz, y la intensidad luminosa fuera y bajo el dosel (tabla 4.18).

Las yemas se midieron al comienzo del estudio y tenían una longitud de 0.86 cm.

La longitud de las inflorescencias masculinas se midió el 8 y 15 de marzo con unas medias de 5.52 cm y 5.88 cm, respectivamente.

La evolución del diámetro mayor y menor de las infrutescencias se representa en la figura 4.3, y como puede verse va aumentando progresivamente durante todas las recogidas, triplicando, aproximadamente, al final del estudio el valor inicial.

El crecimiento de las hojas se observa en la figura 4.3 como aumento de la superficie foliar y se compararon los muestreos sucesivos mediante la *t* de Student (tabla 4.19) de manera que las diferencias son significativas al 99% hasta la del 16 y 24 de mayo en que es

TABLA 4.18

VALORES DE LOS PARAMETROS ANALIZADOS EN EL ESTUDIO DE LA EVOLUCION DEL ARA EN *Alnus glutinosa* DURANTE LA PRIMAVERA

FECHA MUESTREO	TEMPERATURA (°C)					INT. LUMINOSA (Luxes)			SUP. hoja	CLOROFILA			CLOROF. µg/hoja
	R	SSB	SS	A	D	AMBIENTE	DOSEL	ARA		A	B	TOTAL	
8 MARZO	12.0	18.0	18.0	17.5	17.5	32000	32000	7.48	0.70	68.06	64.91	132.98	17.53
15 MARZO	8.0	11.0	13.0	9.0	11.0	64000	50000	13.87	2.12	78.52	77.01	155.53	62.09
22 MARZO	5.0	9.0	12.0	11.0	10.0	64000	44000	57.05	4.36	89.50	86.60	176.10	144.59
29 MARZO	7.0	5.5	7.0	5.0	5.0	50000	18000	63.17	8.45	95.54	98.76	194.30	309.20
5 ABRIL	8.0	10.5	13.5	9.0	9.0	34000	26000	89.70	10.27	78.40	72.50	150.90	291.85
12 ABRIL	10.0	13.0	13.0	12.0	12.5	16000	15000	1939.56	13.51	110.18	110.91	221.09	562.51
26 ABRIL	13.0	16.0	20.5	17.0	16.0	60000	6000	219.91	22.95	92.43	113.86	206.29	891.59
2 MAYO	18.0	24.0	26.0	24.0	23.0	72000	22000	258.09	29.77	118.26	154.16	272.42	1527.30
10 MAYO	16.0	19.0	23.5	21.0	20.0	22000	10000	7186.25	35.11	141.66	142.60	284.26	1879.54
16 MAYO	14.0	16.0	18.0	16.0	14.0	60000	20000	3991.88	39.62	115.83	156.00	271.84	2028.30
24 MAYO	13.5	16.0	16.0	15.0	15.5	16000	7000	13799.83	41.65	113.40	148.71	262.11	2055.91
31 MAYO	17.0	20.0	26.0	23.0	22.0	80000	6000	232.20	41.60	116.73	167.03	283.76	2223.05
7 JUNIO	18.0	22.0	26.0	25.0	24.0	50000	3500	2463.92	40.97	127.34	188.97	316.31	2463.92
14 JUNIO	15.0	17.0	18.0	16.0	16.0	32000	6000	3021.74	41.60	129.07	155.82	284.89	2231.91

CLOROFILAS = µg/100 mg hoja fresca

SUP = SUPERFICIE HOJA cm²ARA = nm C₂H₄ g⁻¹(peso seco nódulo) h⁻¹

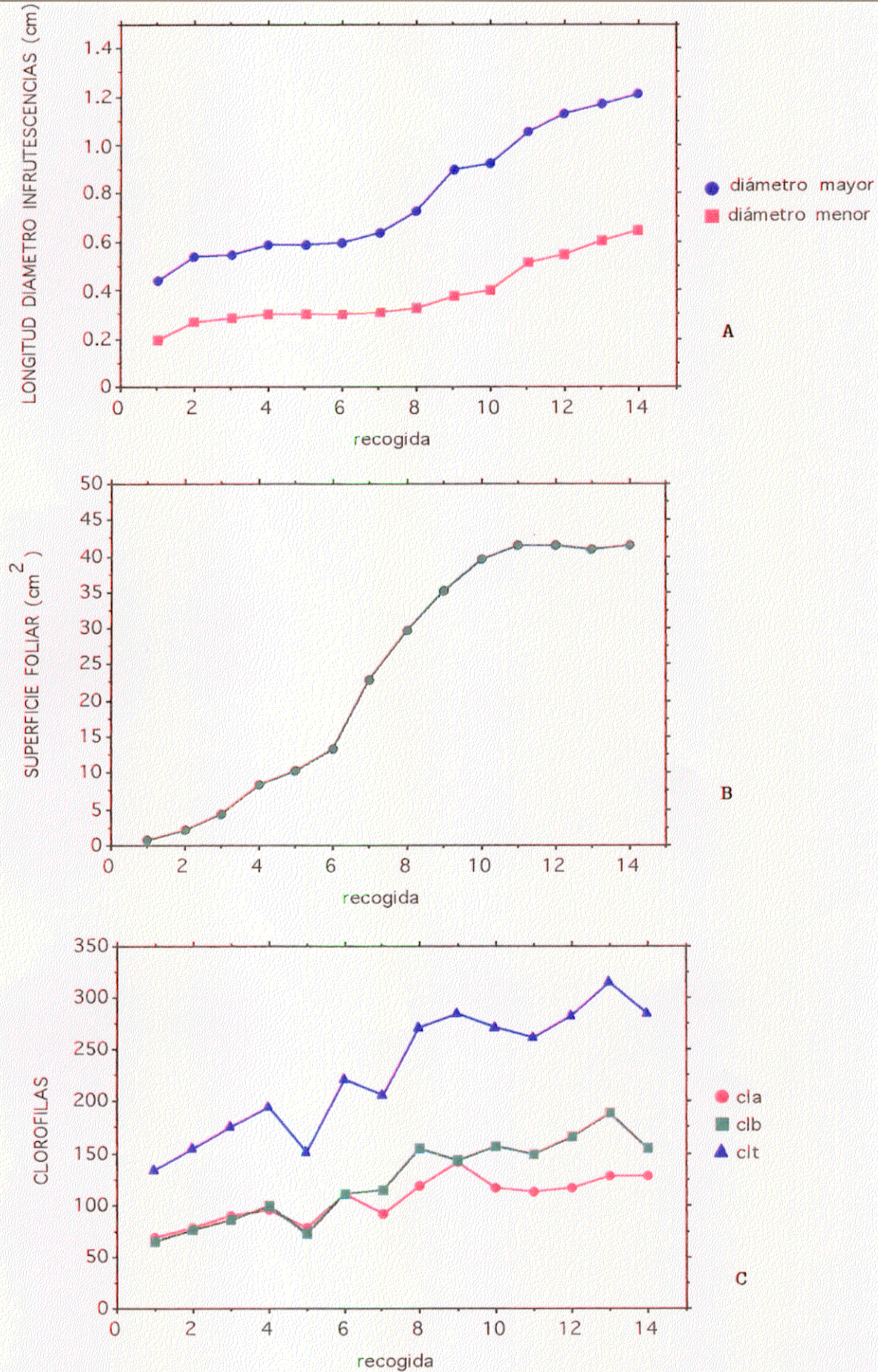


Figura 4.3. A: Evolución del diámetro mayor y menor de las infrutescencias; B: Evolución de la superficie foliar; C: Evolución de los niveles de clorofilas a, b y total de las hojas de aliso durante la primavera

TABLA 4.19
ANALISIS DE LAS MEDIAS POR LA t DE STUDENT

ALISOS													
RECOGIDAS COMPARADAS	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14
SUPERFICIE FOLIAR	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s	n.s
CLOROFILAS TOTALES	***	n.s	n.s	***	***	n.s	***	n.s	n.s	n.s	**	**	**
ARA	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***	n.s	**	n.s	**	***	**	n.s
LEGUMINOSAS													
ARA	**	n.s	***	***	**	**	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	***
*** p<0.01 ** p<0.05 n.s no significativa													

al 95% mientras que las restantes no son significativas. La media de la superficie de las hojas de los alisos muestreados es de 41.6 cm² cuando alcanzan el máximo desarrollo.

Los niveles de clorofilas a, b y total se representan en la figura 4.3. Se puede decir que, aunque con algunas bajadas, siguen la pauta de ir aumentando, la clorofila a hasta el final, mientras que las clorofilas b y total bajan en el último muestreo. Hasta el 12 de abril los valores de las clorofilas a y b son muy parecidos para, a partir de aquí, destacarse la clorofila b con valores siempre más altos excepto el 10 de mayo en que alcanzan niveles semejantes. También se compararon las medias de la clorofila total de los muestreos sucesivos mediante la t de Student, y como podemos apreciar en la tabla 4.19 hay diferencias significativas intercaladas con no significativas. Las diferencias entre las recogidas 11-12, 12-13 y 13-14, son significativas al 95% mientras que en la superficie foliar ya no había diferencias significativas.

En cuanto al estudio del ARA, en la figura 4.4 vemos como el inicio del periodo vegetativo de los árboles en que se produce la apertura de las yemas, coincide con el inicio de la fijación de nitrógeno atmosférico, con niveles bajos durante las primeras semanas, que se van incrementando, aunque con altibajos, alcanzando el máximo, 13799.83 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹, el 24 de mayo, para después bajar drásticamente en el último muestreo de este mes y tener una recuperación en las mediciones últimas del mes de junio. El análisis de las medias mediante la t de Student (tabla 4.19), revela que hasta la quinta recogida no existen diferencias significativas, luego debido al incremento del ARA el 12 de abril existen diferencias significativas (p<0.01) entre la recogidas 5-6 y 6-7, los valores de ARA entre el 26 de abril y el 2 de mayo son parecidos y por tanto no hay diferencias, después hay un incremento en la fijación considerable y por consiguiente entre las recogidas 8-9 hay diferencias significativas (p<0.05), mientras que entre las medias de la recogidas 9-10 no hay diferencias. El resto son significativas menos las diferencias entre las medias de los dos últimos muestreos.

Con el fin de cuantificar la posible influencia de las condiciones ambientales, así como de las variables intrínsecas de la planta, sobre la evolución de la actividad reductora de acetileno, se realizaron análisis de regresión simple exponencial entre cada una de las variables y los valores de ARA. Estas regresiones, excepto con las temperaturas y las intensidades luminosas, se efectuaron con las medias de cada muestreo tal como aparecen en la tabla 4.17. Las relaciones obtenidas se muestran en la tabla 4.20, donde se aprecia que estas relaciones son significativas con la temperatura de la raíz (r=0.54, p = 0.0444), la intensidad luminosa bajo el dosel (r= -0.72, p = 0.0037), las clorofilas a (r = 0.85, p = 0.0001), b (r = 0.76, p = 0.0016), total (r = 0.81, p = 0.0004) y la superficie de las hojas (r=0.82, p = 0.0003)

4.5 EVOLUCION DEL ARA EN LAS LEGUMINOSAS DURANTE LA PRIMAVERA

En los mismos días en que se efectuaron los muestreos para ver la evolución del ARA durante la primavera y con objeto de tener más información sobre los flujos de nitrógeno por parte de las leguminosas, se midió la fijación de nitrógeno que aparece en la tabla 4.21 y figura 4.5. Como vemos, los valores más altos se dan a últimos de marzo (41.484.99 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹) y mediados de abril (53.606.21 nM C₂H₄ g⁻¹ h⁻¹).

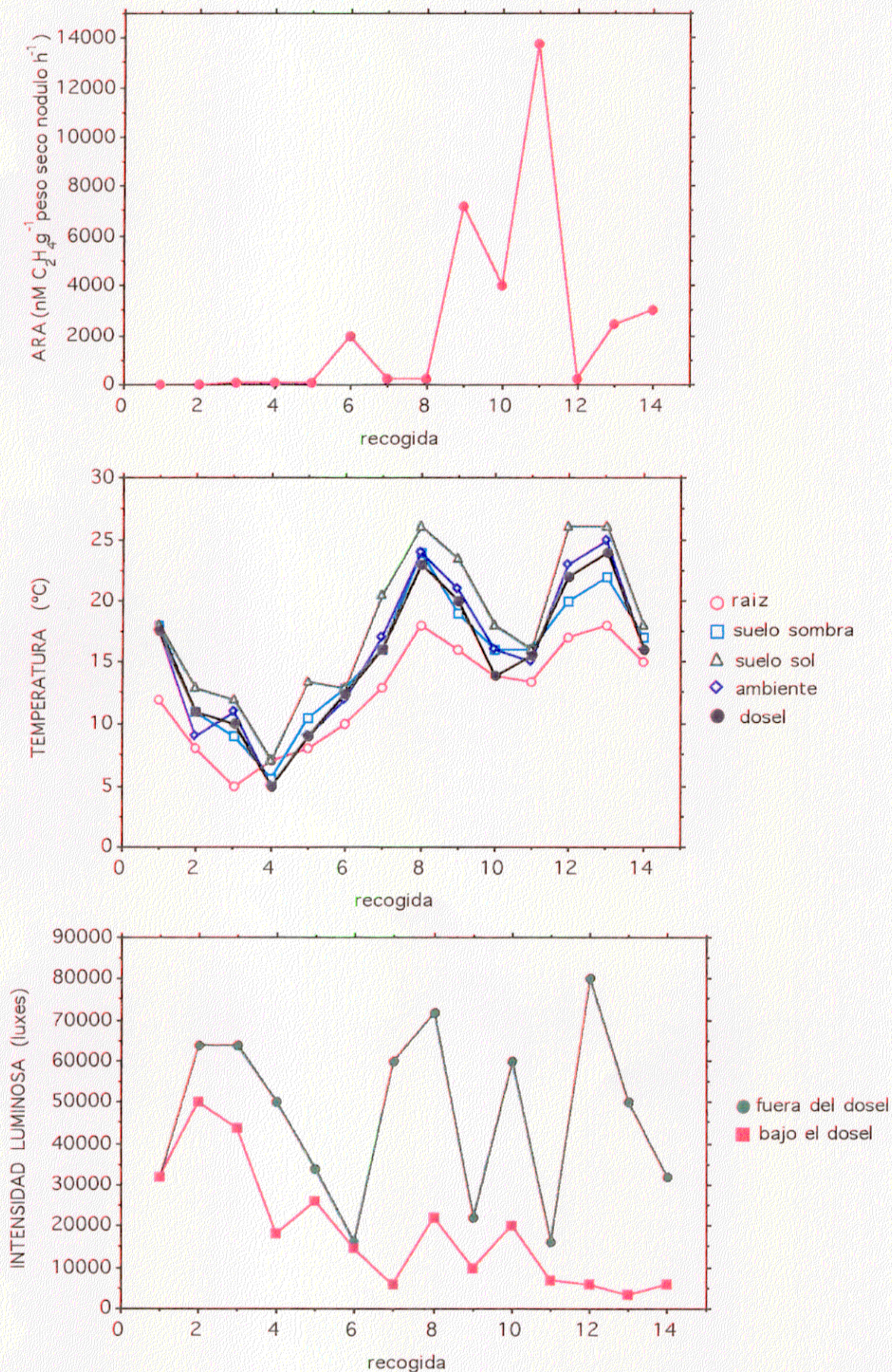


Figura 4.4. Evolución de la actividad reductora de acetileno en ejemplares arbóreos de *A. glutinosa* durante la primavera, comparada con las temperaturas e intensidades luminosas

TABLA 4.20

REGRESION SIMPLE EXPONENCIAL ENTRE LAS VARIABLES INTRINSECAS DE LA PLANTA Y DEL ENTORNO, Y LA ACTIVIDAD REDUCTORA DE ACETILENO EN LA ALISEDA RIPARIA

	COEFICIENTE REGRESION (r)	ERROR	F	p	R ²	
TEMPERATURA RAIZ	0.5439	2.0765	5.0404	0.0444	29.58 %	**
TEMPERATURA SUELO SOMBRA	0.3818	2.2870	2.0482	0.1779	14.58 %	n.s
TEMPERATURA SUELO SOL	0.3353	2.3312	1.5202	0.2412	11.24 %	n.s
TEMPERATURA AMBIENTE	0.3776	2.2913	1.9957	0.1831	14.26 %	n.s
TEMPERATURA DOSEL	0.3523	2.3158	1.7010	0.2166	12.42 %	n.s
INTENSIDAD LUMINOSA AMBIENTE	-0.4274	2.2371	2.6816	0.1274	18.26 %	n.s
INTENSIDAD LUMINOSA BAJO DOSEL	-0.7198	1.7198	12.9047	0.0037	51.82 %	***
CLOROFILA A HOJAS	0.8539	1.2878	32.3040	0.0001	72.91 %	***
CLOROFILA B HOJAS	0.7598	1.6088	16.3883	0.0016	57.73 %	***
CLOROFILA TOTAL HOJAS	0.8146	1.4352	23.6718	0.0004	66.36 %	***
SUPERFICIE HOJAS	0.8255	1.3965	25.6734	0.0003	68.15 %	***

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

TABLA 4.21

EVOLUCION DEL ARA EN EL CONJUNTO DE LAS LEGUMINOSAS DURANTE LA PRIMAVERA

FECHA MUESTREO	ARA	FECHA MUESTREO	ARA
8 MARZO	27097.16	2 MAYO	4772.79
15 MARZO	9809.24	10 MAYO	7852.23
22 MARZO	11514.92	16 MAYO	4114.06
29 MARZO	41484.99	24 MAYO	17398.22
5 ABRIL	9567.60	31 MAYO	12948.06
12 ABRIL	53606.21	7 JUNIO	2167.11
26 ABRIL	11585.86	14 JUNIO	8141.09

ARA nM C₂H₄ g⁻¹(peso seco raíz) h⁻¹

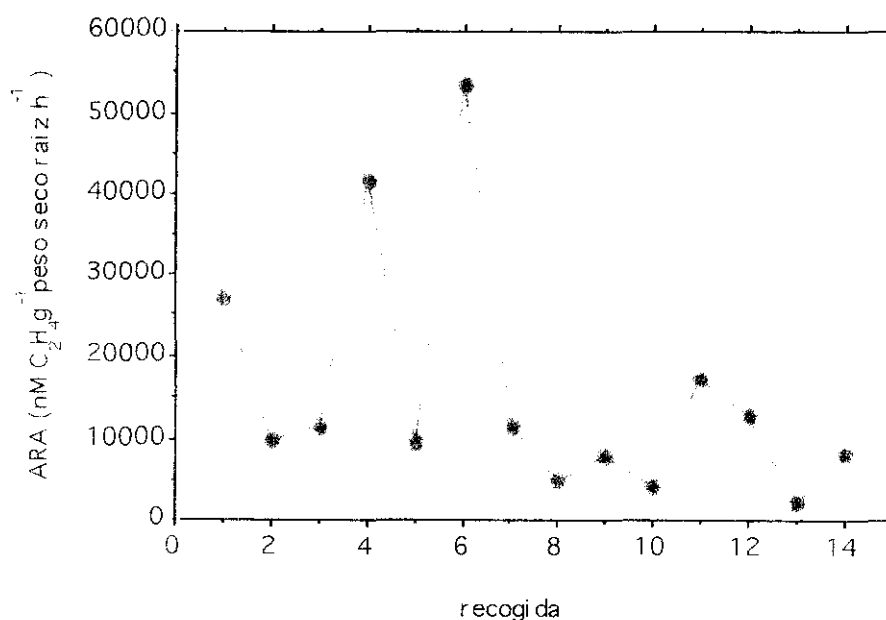


Figura 4.5. Evolución del ARA en el conjunto de las leguminosas durante la primavera

El análisis de las medias mediante la t de Student (tabla 4.19), indica que hasta el 26 de abril todas las diferencias son significativas excepto, entre el 15 y 22 de marzo. Después son diferencias no significativas excepto entre el 16 y 24 de mayo y entre el 7 y 14 de junio.

Como puede apreciarse en este periodo, las fluctuaciones del ARA son diferentes en los alisos y en las leguminosas con tendencia a aumentar en aquellos y a disminuir en las leguminosas.

5

DEGRADACION DE LA HOJARASCA

5.1 VARIACIONES DE LA NECROMASA Y HUMEDAD DE LA HOJARASCA

Como podemos observar en la tabla 5.1 y figura 5.1 la descomposición de la hojarasca fue muy rápida, de modo que a los 14 meses de estar enterrada, el porcentaje de masa seca remanente en alisos y chopos estaba en torno al 10 % mientras que en los fresnos era del 0.71 %, lo que puede deberse a que al tener las hojas de los fresnos menor superficie y distinta composición química que las de chopos y alisos se degraden antes. Es posible, además, que el tamaño de la luz de la malla (5 mm) permitiera que los fragmentos pequeños salieran de las bolsas distorsionando los resultados. Los anélidos, muy abundantes en la zona según nuestras observaciones, ayudarían a facilitar el proceso de descomposición de unos tejidos que son fácilmente degradables (Aranda *et al.*, 1990) pues, como se sabe, desempeñan un papel sustancial en las primeras fases de la descomposición acelerando la mineralización de compuestos nitrogenados (Woods *et al.*, 1982). También, aunque no se haya estudiado, cabe destacar el papel de los hongos descomponedores basidiomicetos en el proceso de mineralización de los bosques no sólo descomponiendo la madera sino otros detritos arbóreos que incluyen la hojarasca (Rayner *et al.*, 1987) y que prefieren un tipo particular de árboles. Así *Piptoporus betulinus*, *Betula*; *Oudemansiella mucida*, *Fagus*; *Peniophora limitata*, *Fraxinus* y *Peniophora quercina* y *Stereum gauspatum*, *Fagus* (Rayner y Boddy, 1986). Estas pérdidas relativamente rápidas durante el primer año han sido constatadas por otros autores como Aranda (1989) en choperas de repoblación, Dilly *et al.* (1993) en aliso y Schlesinger (1985) en arbustos de *Ceanothus megacarpus* y *Salvia mellifera*.

Las variaciones entre los tres tipos de hojarasca (tabla 5.2) son significativas ($p < 0.01$) con una $F = 14.93$, lo mismo ocurre con las variaciones temporales ($p < 0.01$) que tienen una $F = 135.98$ y la interacción con $F = 2.62$ ($p < 0.01$). La pérdida de peso en la hojarasca de aliso es más pronunciada durante los dos primeros meses, así a los 63 días de haberla enterrado solo queda el 56.24 % de la cantidad inicial, luego hay pequeñas pérdidas en los dos meses siguientes y a los 119 días (4 meses) todavía queda el 50 % de la masa inicial y a los 6 meses el 35 %. En la hojarasca de chopo, la pérdida de masa más pronunciada tiene lugar durante los primeros 63 días (2 meses), aunque también existe un descenso considerable entre los 6 y 8 meses (un 24 %); a los 6 meses se ha degradado el 50 % de la masa inicial. La pérdida de masa en la hojarasca de fresno, en comparación con las otras dos comentadas anteriormente, se caracteriza porque si bien es menos pronunciada durante los 119 primeros días, tiene una disminución muy patente del 28.67 % entre los 6 y 8 meses; a los 6 meses aún queda el 54.48 % de la cantidad inicial.

En el cuadro de comparación entre las medias de las masas residuales de cada uno de los tipos de hojarasca (tabla 5.3) se observan diferencias no significativas entre las hojarascas de los chopos y fresnos y significativas ($p < 0.01$) entre las hojarascas de los alisos

59

59

TABLA 5.1. VALORES MEDIOS DE LAS VARIABLES ANALIZADAS EN LA HOJARASCA

	MUESTREOS		PESO SECO	HUMEDAD	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	Ntotal	C	C/N
	DIA	MES	REMANENTE (%)	(%)	(µg/g)	(mg/g)	(mg/g)	(%)	
ALISO	0	NOV	100.00	59.25	11.775	0.549	70.872	54.40	8.05
	31	DIC	77.28	64.32	39.525	0.434	50.156	38.80	8.48
	63	ENE	56.24	72.51	151.401	0.255	54.517	39.47	7.30
	91	FEB	55.00	65.95	105.108	0.460	75.234	40.87	5.44
	119	MAR	50.09	58.54	113.551	0.396	92.679	40.53	4.41
	154	ABR	35.62	64.32	27.476	0.148	89.953	39.60	4.41
	182	MAY	35.00	60.40	53.271	0.296	95.405	38.93	4.26
	238	JUL	32.76	67.20	35.327	0.337	103.583	39.60	4.06
	302	SEP	17.14	61.58	14.579	0.296	69.236	36.13	4.95
	360	NOV	14.47	56.16	25.794	0.273	66.511	32.13	4.95
	427	ENE	9.95	65.90					
CHOPO	0	NOV	100.00	50.79	3.252	0.345	6.706	50.93	76.40
	31	DIC	85.76	69.50	6.308	0.383	6.542	43.20	66.46
	63	ENE	72.33	70.66	27.476	0.326	9.541	42.93	45.47
	91	FEB	67.57	65.48	38.691	0.485	12.812	39.07	33.68
	119	MAR	58.57	65.03	12.056	0.485	27.258	39.33	15.42
	154	ABR	55.71	67.81	8.410	0.271	19.626	41.47	21.28
	182	MAY	53.33	63.93	13.738	0.255	18.536	41.60	22.70
	238	JUL	29.33	63.50	5.046	0.376	14.720	41.87	28.52
	302	SEP	17.57	15.52	3.785	0.301	17.991	38.40	22.02
	360	NOV	13.24	61.45	4.626	0.253	21.262	39.07	18.87
	427	ENE	11.43	36.11					
FRESNO	0	NOV	100.00	69.68	1.275	0.613	21.262	46.93	22.14
	31	DIC	94.05	63.11	1.513	0.434	21.262	47.60	22.60
	63	ENE	86.52	49.32	46.261	0.281	22.352	36.67	19.58
	91	FEB	82.05	57.68	12.055	0.434	22.352	38.80	17.88
	119	MAR	64.71	56.03	14.579	0.383	23.988	28.13	11.73
	154	ABR	56.00	27.87	3.084	0.112	27.258	29.73	10.98
	182	MAY	54.48	54.68	5.467	0.225	27.259	30.80	13.55
	238	JUL	25.81	61.61	12.196	0.291	17.173	26.80	17.75
	302	SEP	18.57	15.28	7.429	0.250	14.720	27.73	19.37
	360	NOV	12.76	24.52	11.495	0.245	25.078	26.53	11.75
	427	ENE	0.71	21.35					

con relación a las demás. En el cuadro de comparación entre las medias de las masas residuales en cada una de las fechas estudiadas (tabla 5.4) se observa que casi todas las diferencias son significativas al 99%, ahora bien si nos fijamos en las que se establecen entre fechas correlativas, a partir de enero del 88 el grado de significación varía. Así entre este mes y febrero no hay diferencias significativas, al igual que ocurre entre abril 88 - mayo 88, septiembre 88 - noviembre 88 y noviembre 88 - enero 89. Hay diferencias significativas con una $p < 0.05$ entre febrero 88 - marzo 88 y entre marzo 88 - abril 88 y esta significación es ligeramente mayor ($p < 0.01$) en los demás casos, destacando las diferencias entre mayo 88 - julio 88 debidas a la mayor actividad en la degradación de las hojarasca en chopos y fresnos que coincide con un periodo de lluvias abundantes (tabla 5.5).

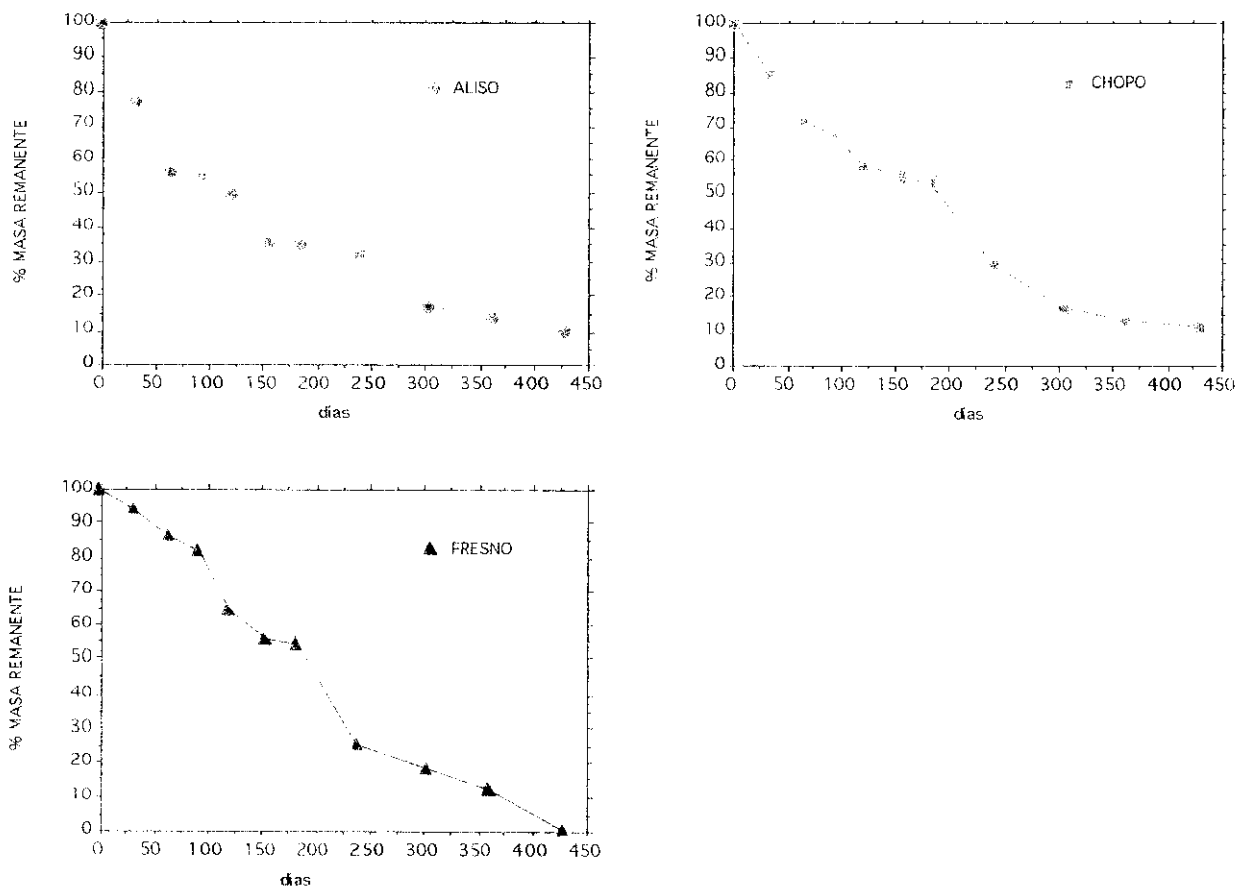


Figura 5.1. Variaciones de la masa de hojarasca

TABLA 5.2

ANALISIS DE LA VARIANZA DE LA NECROMASA DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	10	8335.7430	135.9792	0.01
Hojarasca	2	915.0078	14.9263	0.01
Interacción	20	160.5320	2.6187	0.01

TABLA 5.3

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DE LA NECROMASA DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOPO
FRESNO	***	n.s
CHOPO	***	

*** p<0.01 n.s no significativa

El análisis empleado en todas las tablas de significación de las diferencias es el LSD.

TABLA 5.4

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DE LA NECROMASA

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP	88 NOV
ENE89	***	***	***	***	***	***	***	***	**	n.s
NOV88	***	***	***	***	***	***	***	***	n.s	
SEP88	***	***	***	***	***	***	***	***		
JUL88	***	***	***	***	***	***	***			
MAY88	***	***	***	***	**	n.s				
ABR88	***	***	***	***	**					
MAR88	***	***	***	**						
FEB88	***	***	n.s							
ENE88	***	***								
DIC87	***									

*** p<0.01 ** p<0.05 n.s no significativa

La cantidad de hoja tirada por alisos y chopos fue de 3.3 t ha⁻¹ año⁻¹ y 2.2 t ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente. El tiempo que lleva enterrado el material en descomposición es una variable importante que afecta a la degradación. Las regresiones exponenciales simples (figura 5.2) en que consideramos como variable dependiente el peso seco remanente y como independiente el tiempo que lleva enterrada la hojarasca, muestran que el peso disminuye con el tiempo (McClagherty *et al.*, 1984 y 1985; Schlesinger, 1985). Así lo demuestran los valores de los coeficientes de regresión:

Aliso	r = - 0.9349	p = 0.00
Chopo	r = - 0.9182	p = 0.00
Fresno	r = - 0.8468	p = 0.00

Con el logaritmo neperiano de la media (n = 3) de la masa seca remanente que quedaba de las hojas enterradas en cada día de muestreo se calculó la tasa de descomposición k, (tabla 5.6) siguiendo la fórmula de Olson (1963):

$$k = - \ln (x_t/x_0) / t$$

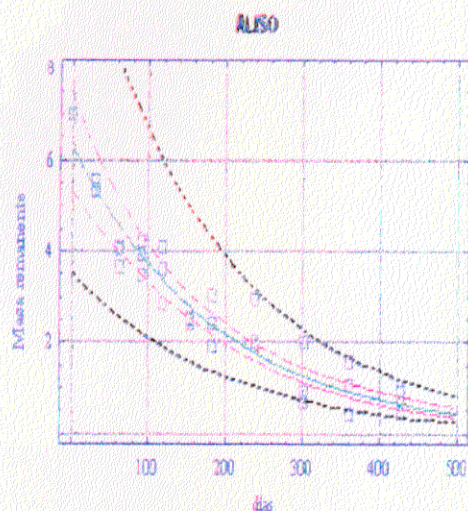
donde k = cte. de Olson x₀ = peso seco de la hojarasca en el tiempo 0
t = tiempo expresado en años x_t = peso seco de la hojarasca en el tiempo t

TABLA 5.5

**DATOS METEOROLOGICOS DEL PERIODO DE RECOGIDA DE LA HOJARASCA SEGUN LA ESTACION METEOROLOGICA
"EL SERRANILLO" DE GUADALAJARA, LATITUD 40°39', LONGITUD 3° 10' W, ALTITUD 639 M**

RECOGIDA	Ta MEDIA	Ta MEDIA MAXIMAS	Ta MEDIA MINIMAS	PRECIP. mm	DIAS PREC.	DIAS NIEBLA	DIAS ROCIO	DIAS ESCARCHA	DIAS NIEVE	DIAS GRANIZO
1-DIC	6.1	13.1	0.8	30.1	9	0	10	17	1	0
2-ENE	6.8	11.8	2.7	55.3	10	5	10	7	1	0
3-FEB	7.1	11.5	3.0	54.9	19	2	2	6	0	0
4-MAR	5.5	12.4	-0.9	18.5	5	0	1	15	0	1
5-ABR	9.5	17.9	1.3	28.9	8	0	10	12	0	0
6-MAY	12.5	18.2	6.9	77.3	19	0	12	0	0	0
7-JUL	18.1	23.4	9.6	135.7	26	1	33	0	0	2
8-SEP	23.0	32.2	12.5	4.7	4	0	52	0	0	0
9-NOV	15.8	25.6	7.3	97.5	11	4	43	2	0	0
10-ENE	5.2	13.8	-0.8	39.5	11	15	27	40	0	0

Figura 5.2. Variaciones de la masa de hojarasca (g) según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{1.8459-0.0053x}$$

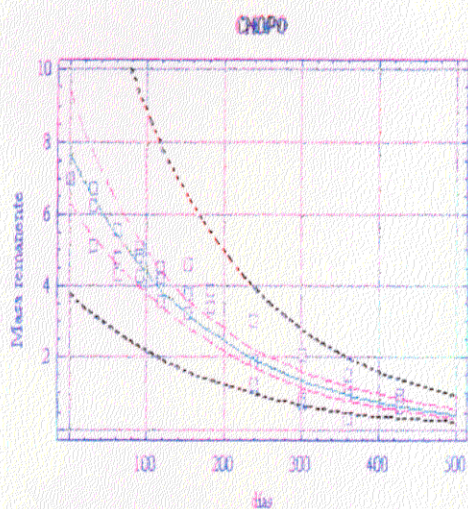
$$r = -0.9349$$

$$es = 0.2775$$

$$F = 215.2742$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 87.41 \%$$



$$y = e^{2.0421-0.0057x}$$

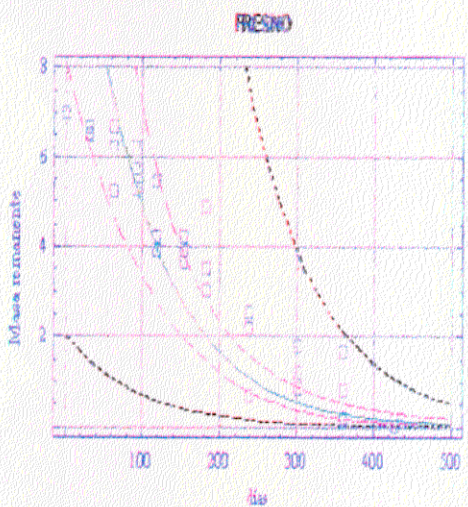
$$r = -0.9182$$

$$es = 0.3372$$

$$F = 166.6263$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 84.31 \%$$



$$y = e^{2.6473-0.0107x}$$

$$r = -0.8468$$

$$es = 0.9180$$

$$F = 78.5717$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 71.71 \%$$

$$k_{\text{aliso}} = 1.97$$

$$k_{\text{chopo}} = 1.85$$

$$k_{\text{fresno}} = 4.22$$

Por tanto $k_{\text{fresno}} > k_{\text{aliso}} > k_{\text{chopo}}$

También se ha calculado una constante de descomposición (k') mensual usando la fórmula de Olson pero con el tiempo t expresado en meses. La k' de la hojarasca de fresno sigue un gradiente de menor (0.06) a mayor (0.35) a medida que pasan los meses, si bien su valor se repite en varios de los muestreos consecutivos. La k' de la hojarasca de chopo aumenta del primer mes (0.15) al segundo (0.18), para luego ir disminuyendo sensiblemente hasta alcanzar el valor más bajo (0.10) a los 6 meses y, a partir de aquí, aumenta a excepción del valor de la última recogida. La k' de la hojarasca de aliso es mayor o igual que 0.20 durante los tres primeros meses, en el cuarto disminuye y en el quinto alcanza 0.21 para después tener valores que oscilan entre 0.14 y 0.18.

TABLA 5.6

TASA DE DESCOMPOSICION MENSUAL DE LAS HOJARASCAS DE ALISO, CHOPO Y FRESNO DURANTE EL PERIODO DE ESTUDIO

MES DE RECOGIDA	k' ALISO	k' CHOPO	k' FRESNO
1-DIC	0.26	0.15	0.06
2-ENE	0.29	0.18	0.07
3-FEB	0.20	0.13	0.07
4-MAR	0.17	0.13	0.11
5-ABR	0.21	0.12	0.11
6-MAY	0.17	0.10	0.10
8-JUL	0.14	0.15	0.17
10-SEP	0.18	0.17	0.17
12-NOV	0.16	0.17	0.17
14-ENE	0.16	0.15	0.35

El análisis de la varianza (tabla 5.7) indica que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre la humedad de los tres tipos de hojarasca ($F = 50.09$), entre la de los meses de recogida ($F = 21.05$) y entre los valores de humedad de la interacción meses-hojarasca ($F = 8.75$).

TABLA 5.7

ANALISIS DE LA VARIANZA DE LA HUMEDAD DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	$p <$
Meses	10	1127.0810	21.0559	0.01
Hojarasca	2	2681.2810	50.0912	0.01
Interacción	20	468.2125	8.7471	0.01

En el cuadro de comparación entre los porcentajes medios de humedad de cada tipo de hojarasca (tabla 5.8), son significativas todas las diferencias ($p < 0.01$), mientras que entre los porcentajes medios de humedad en los meses analizados (tabla 5.9), destaca el hecho de que no existen diferencias significativas entre fechas consecutivas a excepción de julio 88-septiembre 88 y septiembre 88-noviembre 88

TABLA 5.8

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DE LA HUMEDAD DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOP
FRESNO	***	***
CHOP	***	

*** $p < 0.01$

La humedad de la hojarasca de aliso (tabla 5.1 y figura 5.3) aumentó al ser enterrada (recordemos que esto fue en el mes de noviembre de 1987) alcanzando el porcentaje máximo en enero de 1988 (72.51 %), para después tener altibajos durante los ocho meses siguientes que oscilaron entre el 58.54 % y el 67.20 %; en el mes de noviembre de 1988, es decir, al año del comienzo del experimento, la humedad fue del 56.16 % que aumentó al 65.90 % en el mes de enero de 1989. La hojarasca de chopo también aumentó su porcentaje de humedad al mes siguiente de ser enterrada, pasando del 50.79 % al 69.50 % para alcanzar el máximo en el mes de enero de 1988 (70.66 %); durante los seis meses siguientes, el contenido de humedad fue semejante, en torno al 65 %, para sufrir una drástica caída en el mes de septiembre con el 15.52 %; en el mes de noviembre subió al 61.45 % para después bajar en enero de 1989 al 36.11 %. La hojarasca de fresno fue la única que disminuyó su contenido de humedad al ser enterrada, así en el mes de enero del 88 era del 49.32, en febrero y marzo estuvo entre el 56-58 % para descender considerablemente en abril al 27.87 %; subió en los meses siguientes alcanzando en el mes de julio de 1988 el 61.61 % y sufrir una caída muy acusada en el mes de septiembre hasta el 15.28 %, subiendo en los meses de noviembre del 88 y enero del 89 al 24.52 % y 21.35 % respectivamente.

El nivel freático del suelo donde enterramos las hojas de aliso es alto, al estar próximo el río, de aquí que, aunque con oscilaciones, la hojarasca mantenga unos niveles elevados de humedad durante todos los muestreos. Como consecuencia de las abundantes precipitaciones entre mayo y julio, pues se contabilizaron 135.7 mm durante 26 días de lluvia (tabla 5.5), el porcentaje de humedad en las hojas de chopo y fresno en el mes de julio es alto; después estas hojarascas tienen un descenso muy pronunciado en el contenido de humedad en el mes de septiembre, probablemente debido al estrés hídrico del verano, aunque la hojarasca de fresno conserva unos niveles bastante bajos en los dos muestreos siguientes y también tuvo una bajada en el mes de abril anterior que no se observa en las demás.

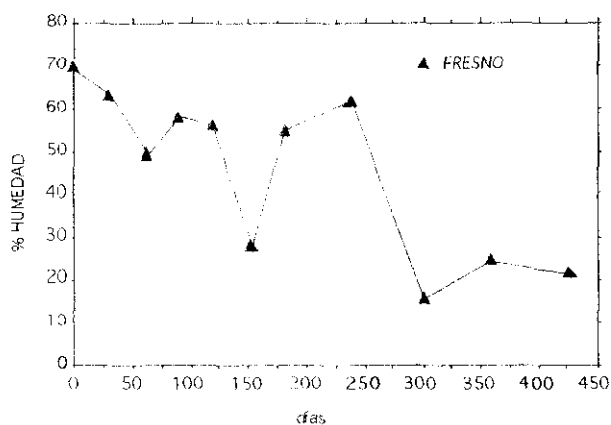
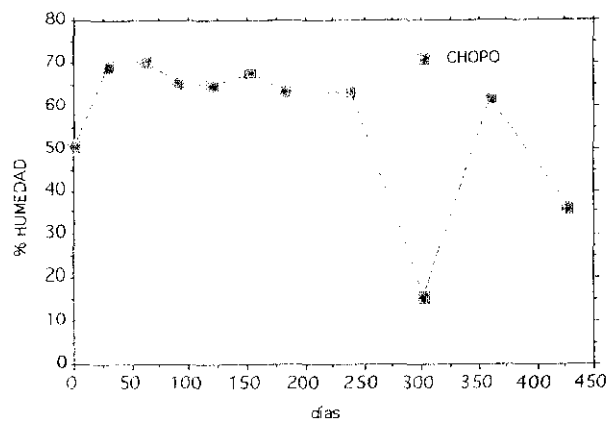
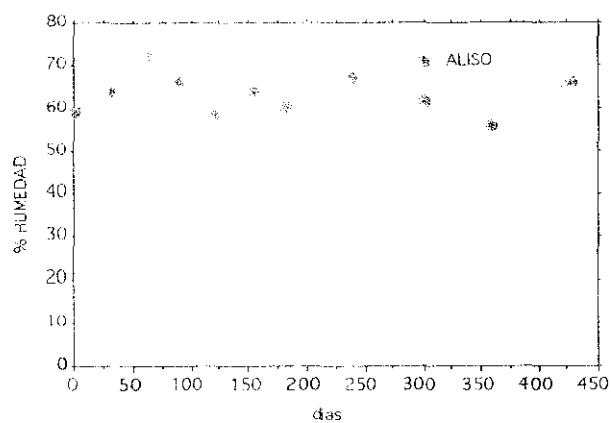


Figura 5.3. Variaciones de la humedad de la hojarasca

TABLA 5.9

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DE LA HUMEDAD

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP	88 NOV
ENE89	***	***	***	***	***	***	***	***	***	n.s
NOV88	***	***	***	***	***	n.s	***	***	***	
SEP88	***	***	***	***	***	***	***	***		
JUL88	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	***	n.s			
MAY88	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s				
ABR88	n.s	***	***	**	n.s					
MAR88	n.s	n.s	n.s	n.s						
FEB88	n.s	n.s	n.s							
ENE88	n.s	n.s								
DIC87	n.s									

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

El porcentaje de pérdida de peso de las hojas enterradas y, en general, de cualquier resto vegetal en descomposición, está influenciado por la humedad y las poblaciones microbianas pero la similitud que encuentran en los porcentajes de pérdida al principio de la incubación McClaugherty *et al.* (1984), independientemente de la estación anual, les sugiere que estas pérdidas iniciales se deben, en mayor parte, a procesos físicos como el lixiviado, que a procesos microbianos, los cuales son más sensibles a la temperatura. Por otra parte, Edmonds (1980) y Kjoller y Struwe (1980) han constatado potenciales altos de descomposición durante periodo fríos. En bosques templados de hoja caduca, la lluvia que cae en invierno o la nieve al derretirse, pueden intensificar, considerablemente, la pérdida de peso en las fases iniciales de la descomposición de la hojarasca debido a la sensibilidad relativamente baja de la descomposición a las temperaturas del suelo (Jansson y Berg, 1985) y, así, alcanzar potenciales altos de degradación ya que la humedad que proporciona la nieve que cubre el suelo favorece la celulolisis (Edmonds, 1980).

Las hojas de aliso tienen una relación C/N relativamente baja que podría explicar su rápida descomposición (Edmonds, 1980) durante el primer semestre. Esta relación bajó de 8.5 a 4.4 durante los primeros cuatro meses (50% de pérdida de peso) que estuvieron en el suelo del bosque, después permaneció prácticamente sin variaciones (véase apartado 5.5).

La pérdida de peso considerable, es decir, aumento en la velocidad de descomposición que se produce entre los meses sexto y octavo en las hojarasca de chopo y fresno, y que la de aliso no refleja, puede corresponder a un aumento de la población microbiana durante los meses de mayo a julio (primavera-verano) en que las condiciones de temperatura del suelo permiten un mayor crecimiento y actividad de estos microorganismos descomponedores (Rodin y Bazilevich, 1967). Parece que en zonas templadas la temperatura influye más sobre la descomposición de la hojarasca que la humedad (Floate, 1970).

5.2 VARIACIONES DEL CARBONO ORGANICO

La media del porcentaje de carbono orgánico de la hojarasca de aliso antes de ser enterrada es mayor que la de chopo y ésta a su vez mayor que la de fresno, mientras que en el último muestreo, el porcentaje de carbono es mayor en la de chopo, le sigue la de aliso y el valor más bajo lo mantiene la de fresno (tabla 5.1 y figura 5.4).

En este caso, como se observa en la figura 5.5 es más significativa la relación porcentaje de C-tiempo de degradación en aliso y fresno con coeficientes de regresión $r_{\text{aliso}} = -0.60$ y $r_{\text{fresno}} = -0.79$ ($p_{\text{aliso}} = 0.0004$, $p_{\text{fresno}} = 0.0000$) que en chopo donde $r = -0.44$ ($p = 0.0160$), debido a las pequeñas variaciones que se producen entre los meses en que estuvo enterrada esta hojarasca.

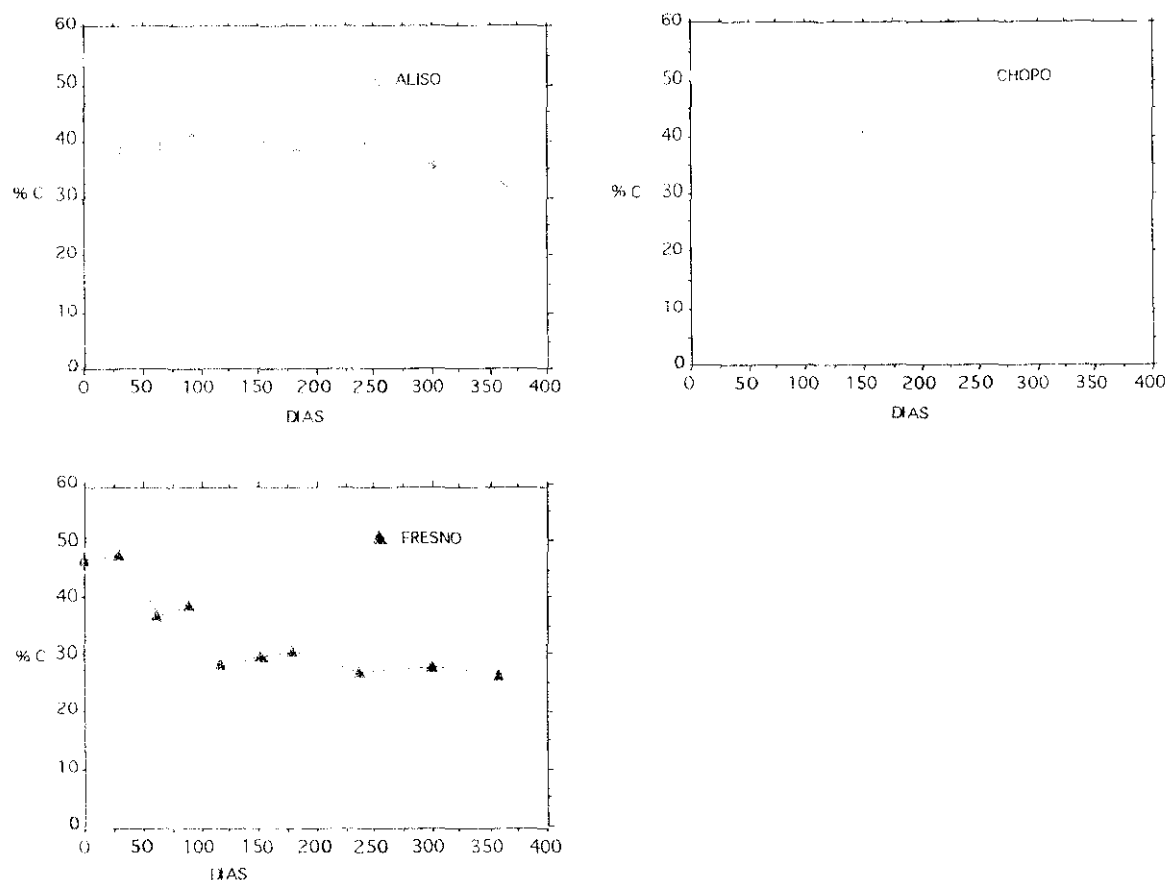


Figura 5.4. Variaciones del carbono orgánico de las hojarasca

Las diferencias entre los tres tipos de hojarasca (tabla 5.10) son significativas ($p < 0.01$, $F = 31.63$). En la hojarasca de aliso enterrada durante 31 días se aprecia un fuerte descenso del porcentaje de C orgánico hasta 38.80 % para permanecer entre 32.10 % y 40.90% durante las demás recogidas, siendo el valor más bajo el de la última con 32.13 %. La hojarasca de chopo sigue una pauta semejante a la anterior. Desciende al mes de estar enterrada y mantiene unos porcentajes entre 38.40 % y 43.20 % en los demás muestreos. En el fresno no se observa la bajada durante el primer mes, que se corresponde con una escasa pérdida de peso de las hojas enterradas, quizá porque en su composición hay mayor porcentaje de sustancias que tardan más tiempo en comenzar a ser degradadas, luego tiene un descenso escalonado y pronunciado que abarca hasta el cuarto mes en que la hojarasca desenterrada tiene un porcentaje de C del 28.13, el más bajo de los tres tipos, y permanece en unos niveles semejantes hasta el final.

En el cuadro de comparación entre las medias (tabla 5.11) se observan diferencias no significativas entre las hojarasca de chopo y aliso y significativas ($p < 0.01$) entre el contenido en carbono orgánico de la de fresno con relación a las demás.

Figura 5.5. Variaciones del carbono orgánico de la hojarasca según un modelo de regresión exponencial

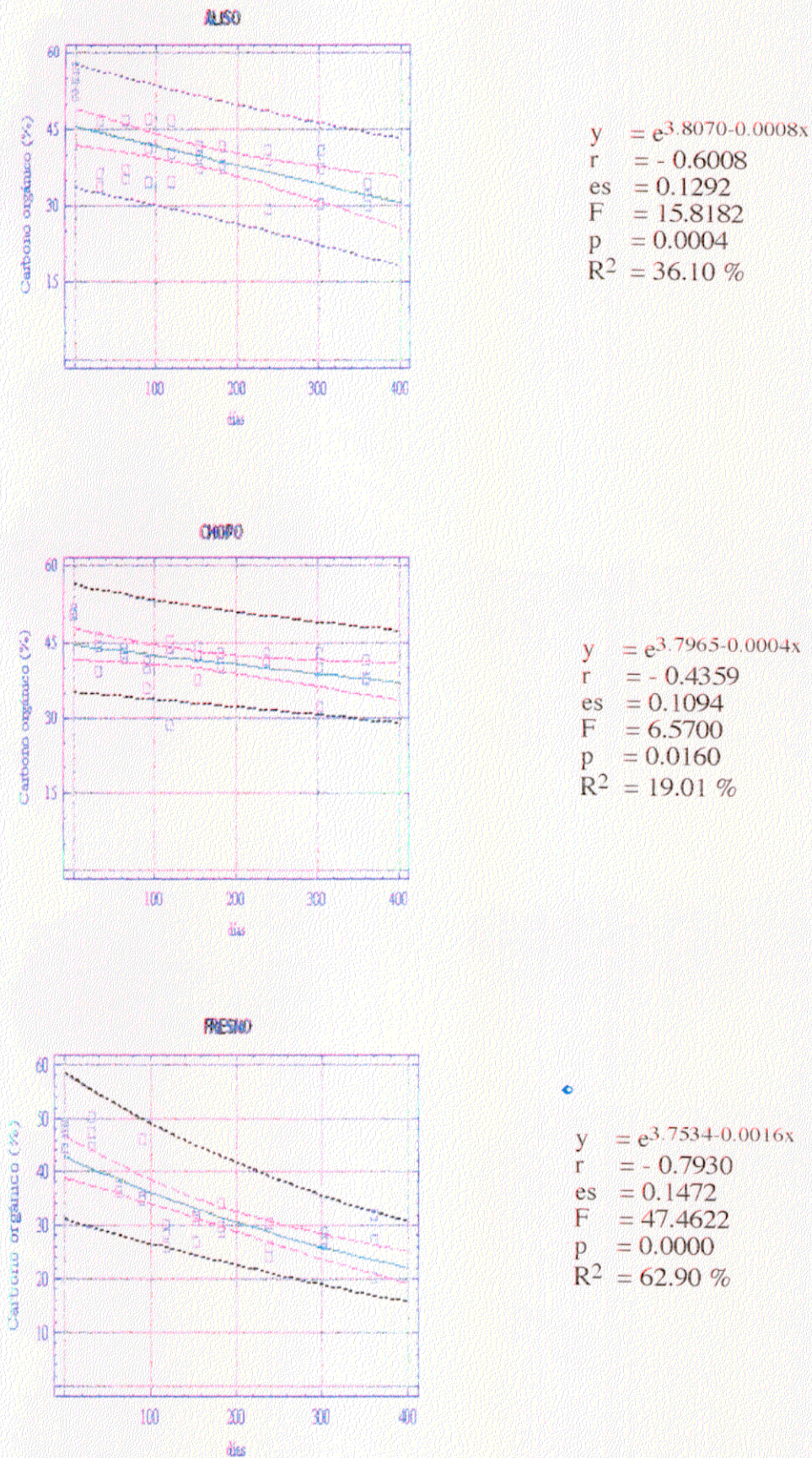


TABLA 5.10

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL CARBONO ORGANICO DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l	M.S.	F	p<
Meses	9	245.7309	15.3987	0.01
Hojarasca	2	504.7735	31.6317	0.01
Interacción	18	43.7847	2.7438	0.01

TABLA 5.11

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL CARBONO ORGANICO DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOPO
FRESNO	***	***
CHOPO	n.s	

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

Las variaciones mensuales (tabla 5.10) también son significativas ($p < 0.01$, $F = 15.40$) pero, si observamos el cuadro de comparación entre los porcentajes medios de carbono orgánico (tabla 5.12) entre muestreos consecutivos, solo existen diferencias significativas entre el porcentaje de las hojas antes de enterrarlas y el primer mes de degradación. También apreciamos como el porcentaje de carbono de las hojas antes de enterrar tiene diferencias significativas con todos los de las demás recogidas.

En el análisis de la varianza (tabla 5.10) vemos como la interacción meses-hojarasca señala que existen diferencias significativas ($p < 0.01$), $F = 2.74$, lo que indica que la variación temporal influye de forma distinta en cada hojarasca.

El porcentaje de carbono se encuentra entre los niveles que señalan otros autores (Gallardo *et al.*, 1989) aunque en la hojarasca de chopo los valores inicial y final son superiores a los encontrados por Aranda *et al.* (1990) en *P. nigra*. Las pérdidas de carbohidratos y compuestos fenólicos durante los primeros meses contribuyen significativamente a la pérdida de peso seco de la hojarasca enterrada (Schlesinger, 1985). Según Flaig (1971), el aumento de carbono orgánico en periodos secos y calurosos se relaciona con la humificación de la materia orgánica caracterizada por pérdidas de grupos hidroxilo y metoxilo e incremento de grupos aromáticos y según Santa Regina *et al.* (1986) las pérdidas en periodo húmedos se corresponden con incrementos en la mineralización

TABLA 5.12

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL CARBONO ORGANICO

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP
NOV88	***	***	***	***	n.s	**	**	n.s	n.s
SEP88	***	***	***	**	n.s	n.s	n.s	n.s	
JUL88	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s		
MAY88	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s			
ABR88	***	***	n.s	n.s	n.s				
MAR88	***	***	n.s	n.s					
FEB88	***	n.s	n.s						
ENE88	***	n.s							
DIC87	***								

*** p<0.01 **p<0.05 n.s no significativa

5.3 VARIACIONES DEL NITROGENO TOTAL

Antes de enterrar la hojarasca (tabla 5.1), el contenido de nitrógeno más elevado se encuentra en la hojarasca de aliso (70.87 mg/g), le sigue con bastante diferencia la de fresno (21.26 mg/g) y la concentración más baja es la de chopo (6.71 mg/g). El elevado contenido de nitrógeno de la hojarasca de aliso está en la línea de las observaciones de otros autores que han constatado una mayor concentración en las hojas de plantas fijadoras de nitrógeno atmosférico, singularmente en hoja fresca y caída de especies de *Alnus*, mucho mayor que la de otros árboles acompañantes (Silvester, 1977)

5.3.1 PORCENTAJE DE NITROGENO TOTAL ABSOLUTO

El porcentaje absoluto (tabla 5.13) nos indica si una sustancia se ha acumulado o se ha liberado de un sustrato. En nuestro estudio podemos observar que los coeficientes de regresión según el modelo exponencial (figura 5.6) son $r_{\text{aliso}} = -0.78$, $r_{\text{fresno}} = -0.81$ ($p=0.0000$ en ambos casos) y $r_{\text{chopo}} = -0.56$ ($p=0.0012$). Tanto las diferencias entre los tres tipos de hojarasca como entre los meses son significativas ($p<0.01$) con una $F = 144.52$ en el primer caso y una $F = 14.91$ en el segundo. También las diferencias entre los valores de la interacción meses-hojarasca son significativas ($p<0.01$, $F = 5.16$), por lo tanto la variación temporal influye de forma distinta en cada hojarasca (tabla 5.14).

Si bien el nitrógeno tiende a mantener o incluso a aumentar su porcentaje absoluto (Hayes, 1965), esto no ocurre en la hojarasca de aliso en la que disminuye considerablemente durante los dos primeros meses, lo que puede estar relacionado con su concentración inicial, mucho mayor que la de los otros tipos de material en descomposición (McClaugherty *et al.*, 1984). Después hay una recuperación en el porcentaje absoluto que abarca hasta el cuarto mes. Este incremento es difícil de explicar ya que se relaciona con las precipitaciones que provocan el lavado de troncos y ramas, con contaminantes del suelo, con entradas sin identificar y con la formación de microhábitats diferentes. El nitrógeno liberado pasará al suelo que es el mayor almacén de nitrógeno en un ecosistema (Silvester, 1983).

TABLA 5.13
PORCENTAJES MEDIOS DE NITROGENO TOTAL DE LOS TRES TIPOS DE
HOJARASCA

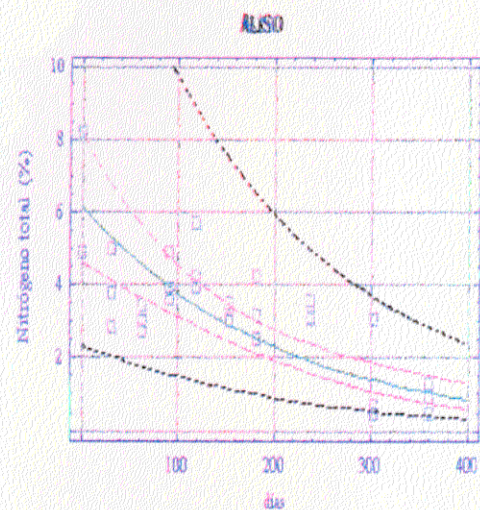
	MUESTREOS		INI	NITROGENO	
	DIA	MES		REL	ABS
ALISO	0	NOV	7.09		
	31	DIC		5.01	3.86
	63	ENE		5.45	3.07
	91	FEB		7.52	4.15
	119	MAR		9.27	4.64
	154	ABR		8.99	3.20
	182	MAY		9.54	3.30
	238	JUL		10.36	3.24
	302	SEP		6.92	1.40
	360	NOV		6.65	0.90
CHOPO	0	NOV	0.67		
	31	DIC		0.65	0.56
	63	ENE		0.95	0.69
	91	FEB		1.28	0.85
	119	MAR		2.73	1.57
	154	ABR		1.96	1.10
	182	MAY		1.85	0.99
	238	JUL		1.47	0.43
	302	SEP		1.80	0.32
	360	NOV		2.13	0.26
FRESNO	0	NOV	2.13		
	31	DIC		2.13	2.00
	63	ENE		2.24	1.98
	91	FEB		2.23	1.81
	119	MAR		2.40	1.55
	154	ABR		2.72	1.53
	182	MAY		2.73	1.57
	238	JUL		1.72	0.48
	302	SEP		1.47	0.27
	360	NOV		2.50	0.30

INI = concentración de nitrógeno inicial como porcentaje de la hojarasca inicial

REL = concentración de nitrógeno como porcentaje de la hojarasca remanente

ABS = cantidad de nitrógeno remanente como porcentaje de la hojarasca inicial

Figura 5.6. Variaciones del nitrógeno total absoluto de la hojarasca según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{1.8186-0.0049x}$$

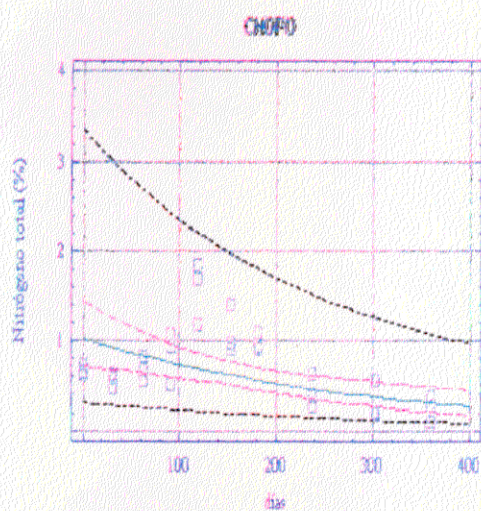
$$r = -0.7831$$

$$es = 0.4498$$

$$F = 44.3982$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 61.33 \%$$



$$y = e^{0.0247-0.0032x}$$

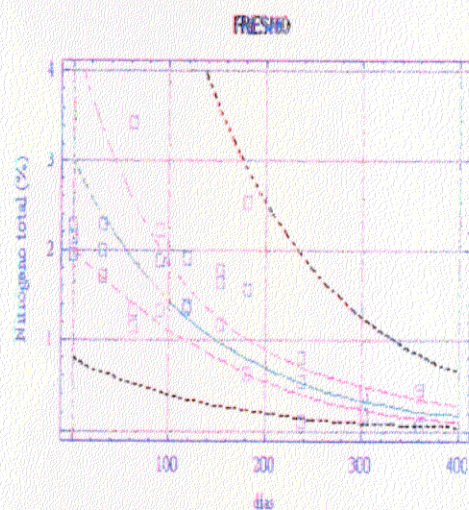
$$r = -0.5614$$

$$es = 0.5528$$

$$F = 12.8867$$

$$p = 0.0012$$

$$R^2 = 31.52 \%$$



$$y = e^{1.0968-0.0072x}$$

$$r = -0.8069$$

$$es = 0.6167$$

$$F = 52.2579$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 65.11 \%$$

TABLA 5.14

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO TOTAL ABSOLUTO DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l	M.S	F	p<
Meses	9	6.4026	14.9123	0.01
Hojarasca	2	62.0503	144.5211	0.01
Interacción	18	2.2172	5.1642	0.01

En la descomposición de la hojarasca de chopo se observa un breve periodo (primer mes) en el cual desciende el contenido inicial de nitrógeno, bajada que puede ser debida al lixiviado, en concreto estuvo lloviendo en los 6 días anteriores a la recogida de las muestras durante los cuales se contabilizaron 24.40 mm, sigue un periodo de inmovilización neta que dura hasta el 4º mes durante el cual la cantidad absoluta de nitrógeno en el material en descomposición aumenta en más del doble de la cantidad inicial y finalmente, hay una liberación o mineralización neta.

Algunos autores como Escudero *et al.* (1987) han observado que las condiciones ambientales en los ecosistemas mediterráneos favorecen el lixiviado en el comienzo de la degradación. Por otra parte, la inmovilización neta se produce porque el nitrógeno se retiene en la biomasa microbiana (Tiessen *et al.* 1984) y es menor la inmovilización bajo condiciones anaeróbicas que bajo condiciones aeróbicas (Melillo y Aber, 1983). Esta retención origina un incremento de nitrógeno en el sustrato, ya que la materia orgánica se va perdiendo (Aber y Melillo, 1980) y, por tanto, hay una disminución de la relación C/N.

En la descomposición de la hojarasca de fresno, el contenido absoluto de nitrógeno total tiende a mantenerse (Hayes, 1965) durante ciertos periodos, si bien, sigue una dinámica de disminuir en función del tiempo de descomposición con muy poca pendiente hasta el sexto mes, para después tener una bajada más pronunciada y alcanzar al final un porcentaje absoluto (0.30%) semejante al del chopo (0.26 %).

En el cuadro de comparación entre los valores medios de los tipos de hojarasca (tabla 5.15) aparecen significativas todas las diferencias ($p < 0.01$) siendo mayores aliso-fresno y aliso-chopo y menor chopo-fresno debido al mayor porcentaje de nitrógeno en aliso. En el cuadro de comparación entre los meses (tabla 5.16) no son significativas las diferencias entre los muestreos correlativos, salvo noviembre 87-diciembre 87 ($p < 0.01$) y julio 88-septiembre 88 ($p < 0.05$), a causa de la disminución importante de la concentración de nitrógeno en la hojarasca de aliso. El nitrógeno total absoluto antes de enterrar la hojarasca tiene diferencias significativas con el encontrado en todas las demás recogidas y los meses que tienen diferencias significativas con mayor número de muestreos son noviembre 88 y septiembre 88.

Las concentraciones de N_{total} de las hojarascas de aliso y fresno con relación a la cantidad de masa seca remanente (figura 5.7) tienen un comportamiento semejante a lo largo del tiempo disminuyendo dicha concentración, aunque en la de aliso aumenta en febrero y marzo. Sin embargo la de chopo, salvo en diciembre, aumenta hasta marzo en que alcanza el máximo, disminuyendo después hasta el final del estudio. Así, los coeficientes de regresión (figura 5.8) en aliso y fresno son prácticamente iguales con $r_{aliso} = 0.82$ y $r_{fresno} = 0.81$ ($p = 0.0000$), mientras el de chopo es bastante menor con una $r = 0.54$ ($p = 0.0021$)

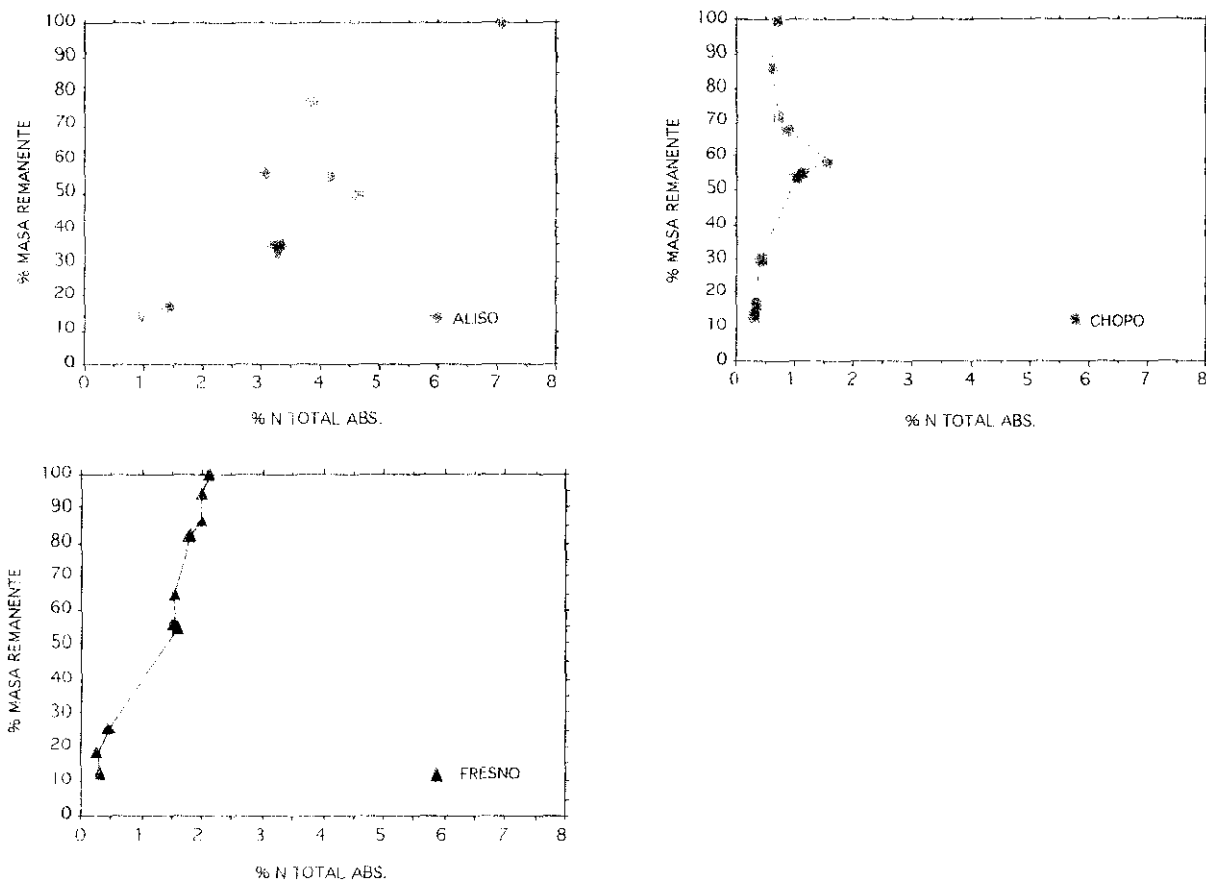


Figura 5.7. Relación del nitrógeno total absoluto con la masa remanente de la hojarasca

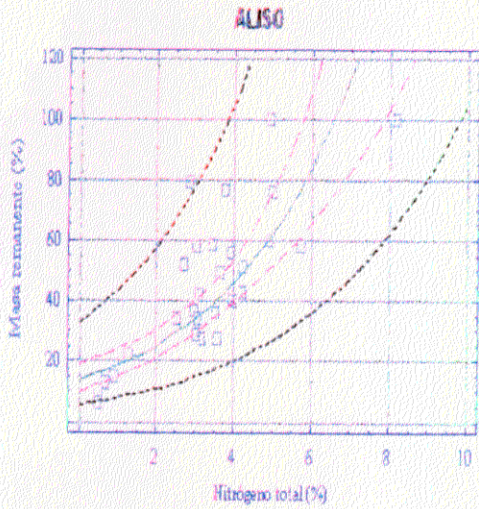
TABLA 5.15

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL ABSOLUTO DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOPO
FRESNO	***	***
CHOPO	***	

*** $p < 0.01$

Figura 5.8. Variaciones de la masa remanente de hojarasca y el nitrógeno total absoluto según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{2.6227+0.3018x}$$

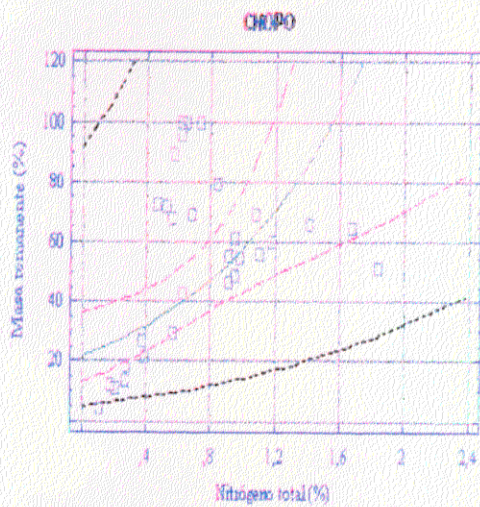
$$r = 0.8177$$

$$es = 0.3964$$

$$F = 56.5144$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 66.87 \%$$



$$y = e^{3.0705+0.9884x}$$

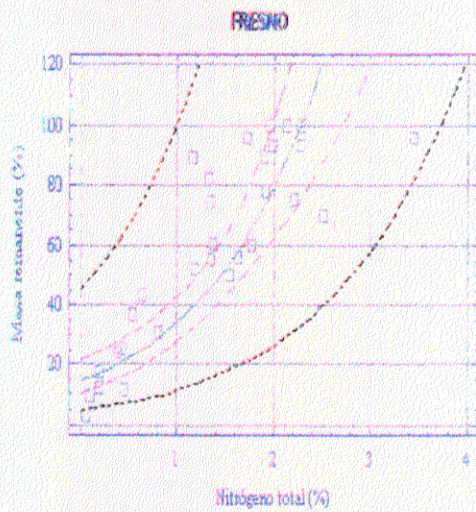
$$r = 0.5381$$

$$es = 0.6625$$

$$F = 11.4119$$

$$p = 0.0021$$

$$R^2 = 28.96 \%$$



$$y = e^{2.6890+0.8415x}$$

$$r = 0.8128$$

$$es = 0.5181$$

$$F = 54.5449$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 66.08 \%$$

TABLA 5.16

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL ABSOLUTO

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP
NOV88	***	***	***	***	***	***	***	***	n.s
SEP88	***	***	***	***	***	***	***	**	
JUL88	***	**	n.s	**	***	n.s	n.s		
MAY88	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s			
ABR88	***	n.s	n.s	n.s	n.s				
MAR88	**	n.s	**	n.s					
FEB88	***	n.s	n.s						
ENE88	***	n.s							
DIC87	***								

*** p<0.01

** p<0.05

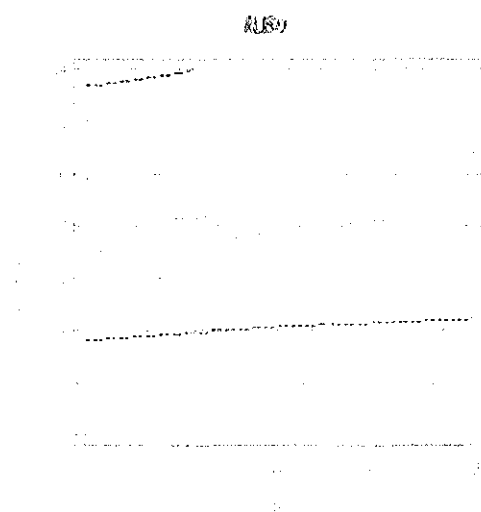
n.s no significativa

5.3.2 PORCENTAJE DE NITROGENO TOTAL RELATIVO

Si nos fijamos en el porcentaje relativo (% de nitrógeno en la masa seca de hojarasca que queda en las bolsas enterradas) observamos que solo es significativa la relación Ntotal-tiempo de degradación (figura 5.9) en chopo, con un coeficiente de regresión $r = 0.66$ ($p=0.0000$) mientras que en aliso y fresno no es significativa. El análisis de la varianza (tabla 5.17) pone de manifiesto que las diferencias entre los tres tipos de hojarasca son significativas ($p<0.01$) $F = 259.09$ al igual que las variaciones temporales ($p<0.01$) $F = 4.30$. Las diferencias de los valores de la interacción meses-hojarasca también son significativas ($p<0.05$) con una $F=2.24$, lo que nos indica que la variación temporal influye de forma distinta en cada tipo de hojarasca.

La dinámica que sigue el nitrógeno a lo largo del proceso de degradación es diferente para cada uno de los tres casos. Así, la hojarasca de chopo siempre tiene valores superiores al inicial con incrementos importantes, la hojarasca de fresno tiene una variabilidad pequeña y la hojarasca de aliso es la única que disminuye la cantidad de nitrógeno durante los dos primeros meses. De esta manera, la hojarasca de aliso baja su porcentaje de nitrógeno durante los dos primeros meses en casi dos unidades, para después subir progresivamente hasta el octavo mes en que supera en más de tres unidades el porcentaje inicial y después desciende a niveles semejantes a este porcentaje. La hojarasca de chopo aumenta su porcentaje progresivamente durante los cuatro primeros meses, cuadruplicando el inicial, desciende en los tres muestreos siguientes para volver a subir hasta el final en que el valor obtenido es aproximadamente 3.25 veces la concentración inicial. La hojarasca de fresno mantiene durante los seis primeros meses una concentración de nitrógeno semejante a la inicial, oscilando entre 2.13 % y 2.73 %, después en los meses octavo y décimo desciende a porcentajes inferiores para volver a subir en el último mes.

Figura 5.9. Variaciones del nitrógeno total relativo de la hojarasca según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{1.9075+0.0005x}$$

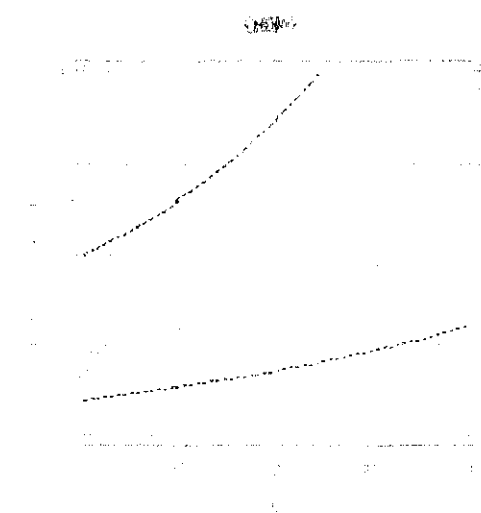
$$r = 0.2076$$

$$es = 0.3066$$

$$F = 1.2611$$

$$p = 0.2709$$

$$R^2 = 4.31 \%$$



$$y = e^{0.1206+0.0029x}$$

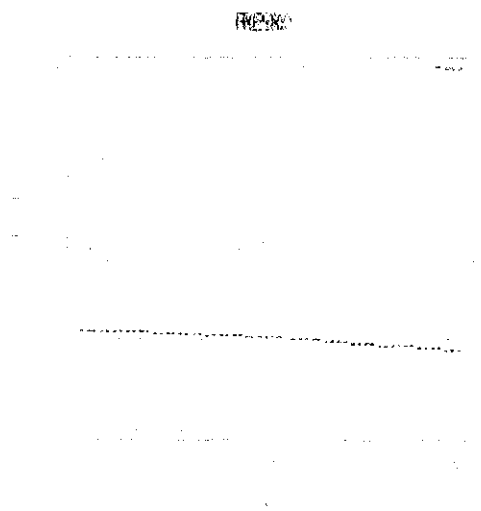
$$r = 0.6633$$

$$es = 0.3781$$

$$F = 22.0045$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 44.01 \%$$



$$y = e^{0.8189-0.0004x}$$

$$r = -0.1587$$

$$es = 0.3357$$

$$F = 0.7240$$

$$p = 0.4020$$

$$R^2 = 2.52 \%$$

TABLA 5.17

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO TOTAL RELATIVO DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	9	5.6238	4.2961	0.01
Hojarasca	2	339.1610	259.0911	0.01
Interacción	18	2.9298	2.2381	0.05

En la tabla de comparación entre los valores medios de los tipos de hojarasca (tabla 5.18) aparecen significativas todas las diferencias con $p < 0.01$, aliso-fresno y aliso-chopo y con $p < 0.05$, chopo-fresno, debido a que el porcentaje de nitrógeno en aliso es mucho mayor. En el cuadro de comparación entre las medias de los meses (tabla 5.19) no aparecen significativas las diferencias entre los meses consecutivos; noviembre 88 no tiene diferencias con ningún mes. Las diferencias significativas se establecen entre los meses de noviembre 87, diciembre 87 y enero 88 (1 mes de otoño y 2 de invierno), con los de marzo 88, abril 88, mayo 88 y julio 88 (3 meses de primavera y 1 de verano) y entre septiembre 88 con marzo 88 y mayo 88.

TABLA 5.18

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL RELATIVO DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOPO
FRESNO	***	**
CHOPO	***	

*** $p < 0.01$ ** $p < 0.05$

TABLA 5.19

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL RELATIVO

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP
NOV88	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
SEP88	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	**	n.s	
JUL88	**	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s		
MAY88	**	***	***	n.s	n.s	n.s			
ABR88	**	***	***	n.s	n.s				
MAR88	**	***	***	n.s					
FEB88	n.s	n.s	n.s						
ENE88	n.s	n.s							
DIC87	n.s								

*** $p < 0.01$ ** $p < 0.05$

n.s no significativa

La bajada en la concentración de nitrógeno durante los dos primeros meses en que está enterrada la hojarasca de aliso se puede relacionar con el lixiviado, pues la pérdida de partículas de las bolsas no es en sí misma causa de disminución de la concentración de nitrógeno (McClaugherty *et al.*, 1985), ya que hay una tendencia, al menos durante los primeros meses, a aumentar la concentración de nitrógeno como si se redujera la liberación de nitrógeno por unidad de carbono. En este incremento relativo intervienen aportes exógenos por excretas radicales, lavado de doseles, inmovilización microbiana y la descomposición de carbohidratos y otros materiales fácilmente degradables. Además, los productos de la degradación de la lignina pueden formar compuestos nitrogenados estables haciendo que el nitrógeno esté menos disponible para los organismos descomponedores (Nömmik y Vahtras, 1982; Stevenson, 1982).

Las concentraciones de Ntotal de las hojarasca con relación a la cantidad de masa seca remanente (figura 5.10) tienen un comportamiento distinto a lo largo del tiempo. En aliso hay subidas y bajadas; en chopo el porcentaje de nitrógeno aumenta hasta marzo cuando alcanza el máximo para después disminuir hasta julio y volver a subir hasta el último muestreo, y en fresno tiende a acumularse, excepto en julio y septiembre. Los coeficientes de regresión (figura 5.11) no son significativos en aliso y fresno, solamente citaremos el de chopo con una $r=-0.48$ ($p=0.0076$).

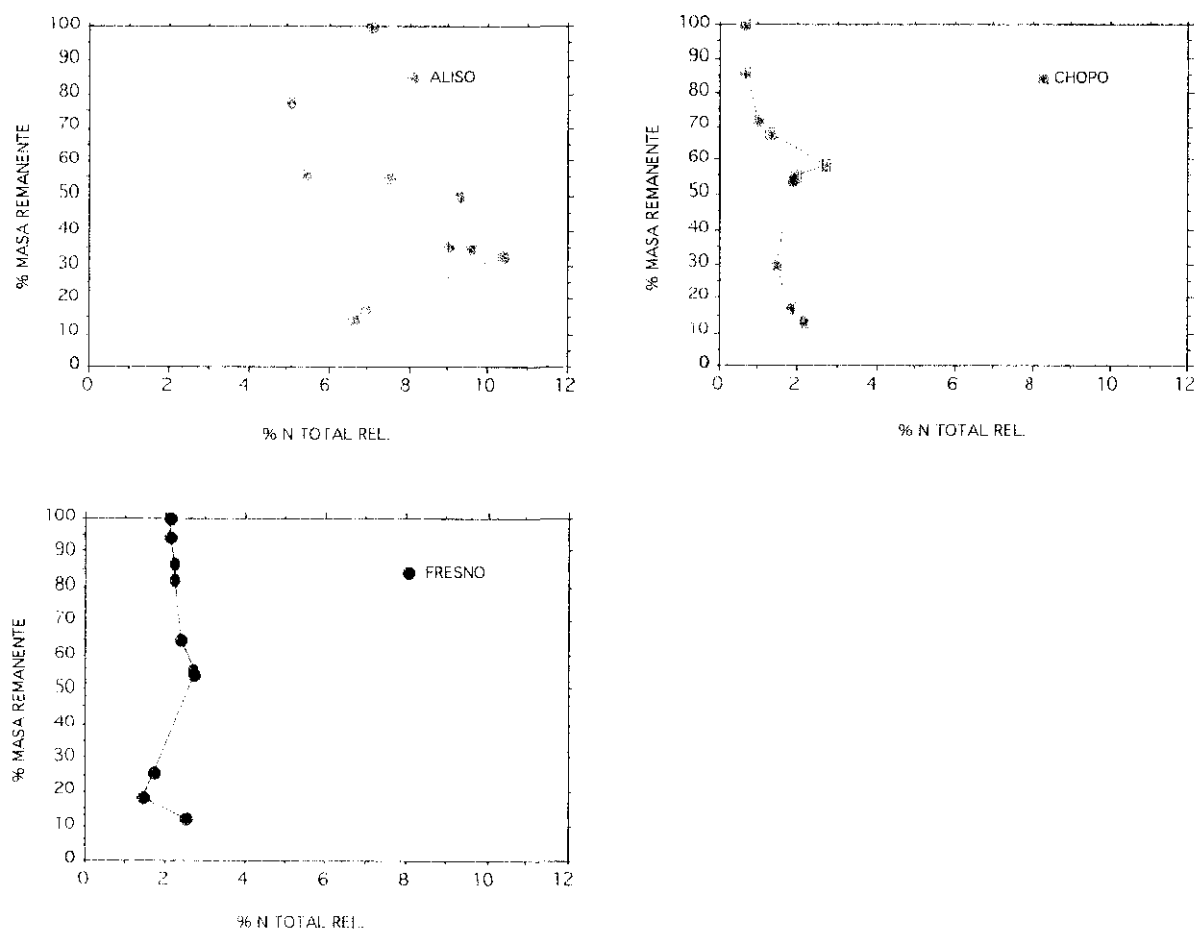
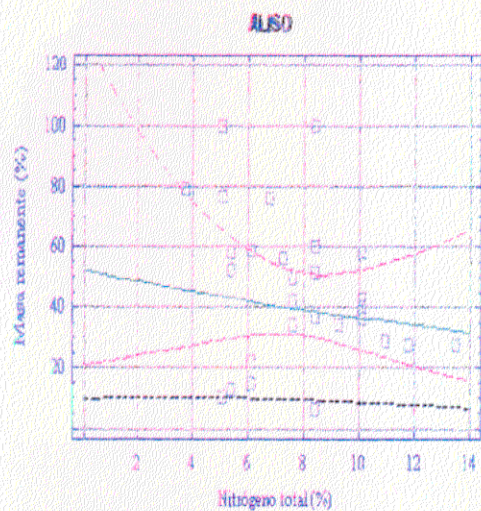


Figura 5.10. Relación del nitrógeno total relativo con la masa remanente de la hojarasca

Figura 5.11. Variaciones de la masa remanente de hojarasca y el nitrógeno total relativo según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{3.9537-0.0363x}$$

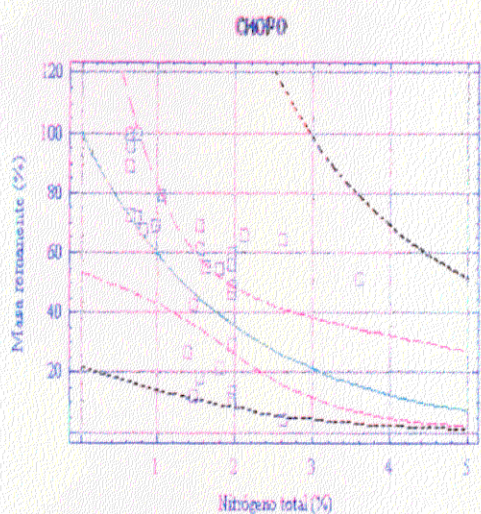
$$r = -0.1226$$

$$es = 0.6835$$

$$F = 0.4273$$

$$p = 0.5186$$

$$R^2 = 1.50 \%$$



$$y = e^{4.6077-0.5181x}$$

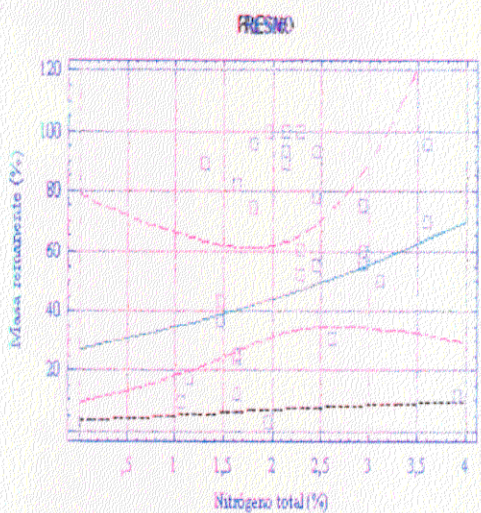
$$r = -0.4775$$

$$es = 0.6906$$

$$F = 8.2709$$

$$p = 0.0076$$

$$R^2 = 22.80 \%$$



$$y = e^{3.3145+0.2343x}$$

$$r = 0.1975$$

$$es = 0.8722$$

$$F = 1.1367$$

$$p = 0.2954$$

$$R^2 = 3.90 \%$$

El porcentaje de nitrógeno, tanto en valores absolutos como en relativos, es siempre mayor en la hojarasca en degradación de aliso que en las demás. Como el nitrógeno de los restos vegetales en descomposición es asimilado casi íntegramente por los microorganismos, ya que suele ser, junto con el fósforo, el factor limitante, al menos inicialmente, condiciona en gran parte la velocidad de descomposición de los restos vegetales (González y Gallardo, 1982). Bocock (1964) también observó un incremento en el porcentaje relativo de nitrógeno y una disminución en el contenido absoluto en la descomposición de restos de *A. glutinosa*.

Las hojarascas de chopo y fresno presentan unos niveles de nitrógeno más parecidos después de un año de degradación que al comienzo del estudio.

5.4 VARIACIONES DEL NITROGENO-AMONIO

Si bien a lo largo del estudio de degradación, la dinámica que sigue el NH_4^+ es semejante en los tres tipos de hojarasca enterradas en el suelo del bosque, los niveles en la de aliso son notablemente más elevados que los de chopo y fresno, los cuales son más semejantes entre sí (tabla 5.1 y figura 5.12).

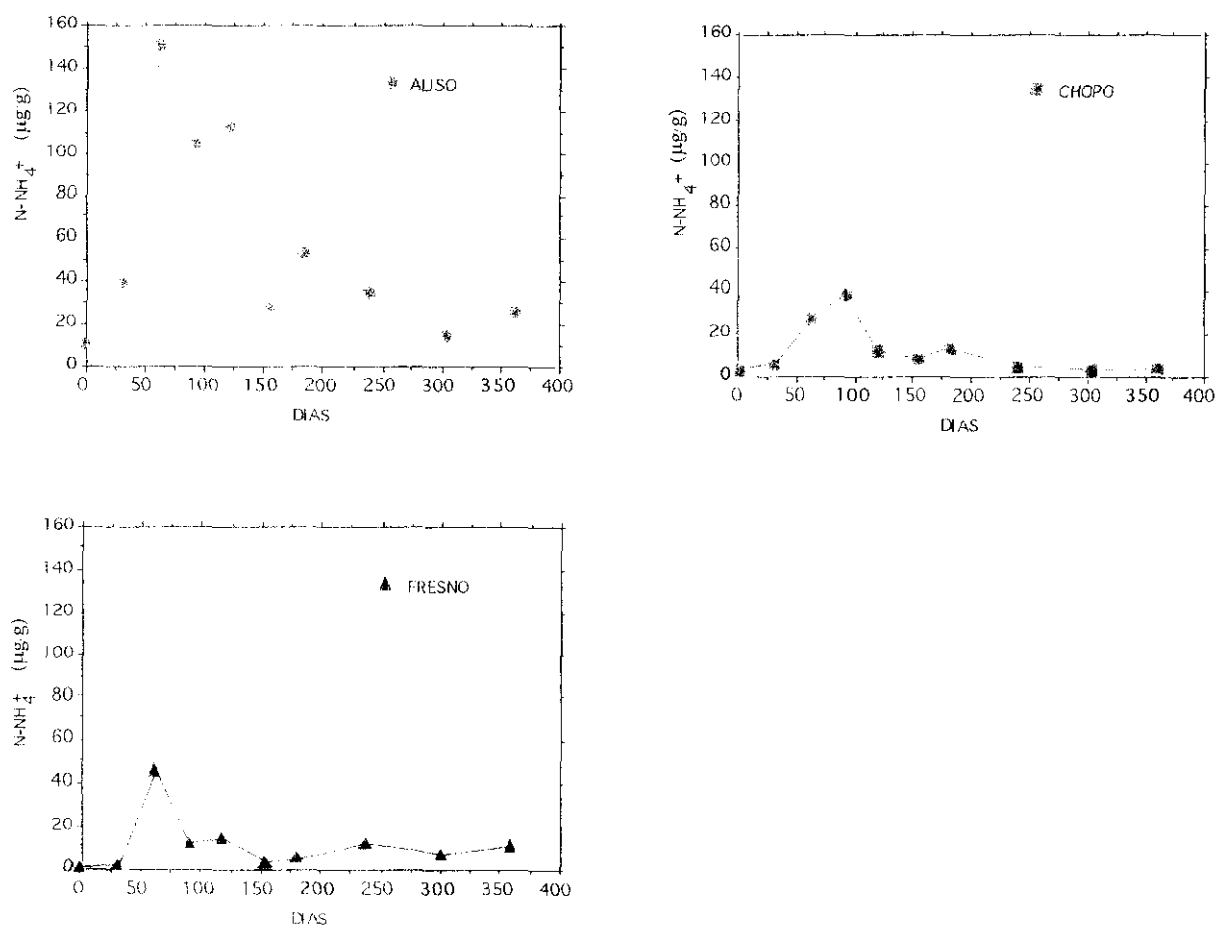


Figura 5.12. Variaciones del nitrógeno-amonio de las hojarascas

Las relaciones $N-NH_4^+$ -tiempo de degradación no son significativas. El análisis de la varianza (tabla 5.20) pone de manifiesto que existen diferencias significativas ($p<0.01$) tanto entre los tres tipos de hojarasca $F = 85.71$, como entre los meses de recogida $F=19.22$. Ahora bien, si observamos la tabla de significación de las diferencias entre los tres tipos de hojarasca (tabla 5.21), no hay diferencias significativas entre chopo y fresno, mientras que las hay entre aliso-chopo y aliso-fresno por el alto contenido de $N-NH_4^+$ en la hojarasca de los árboles fijadores de nitrógeno. En la tabla de comparación entre las medias de los meses (tabla 5.22) se aprecian diferencias significativas ($p<0.05$ entre noviembre 87 y mayo 88 y $p<0.01$ todas las demás) y no significativas. Así, entre meses consecutivos existen diferencias no debidas al azar ($p<0.01$) entre diciembre 87-enero 88, enero 88-febrero 88 y marzo 88-abril 88. Enero 88 tiene diferencias significativas con todos los demás, y febrero 88 y marzo 88 tienen diferencias significativas con todos los demás excepto entre ellos.

TABLA 5.20

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO-AMONIO DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	9	4713.2390	19.2177	0.01
Hojarasca	2	21021.2200	85.7120	0.01
Interacción	18	1591.6610	6.4898	0.01

TABLA 5.21

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-AMONIO DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOPO
FRESNO	***	n.s
CHOPO	***	

*** $p<0.01$

n.s no significativa

En el análisis de la varianza (tabla 5.20) las diferencias entre los valores del $N-NH_4^+$ de la interacción meses-hojarasca aparecen significativas ($p<0.01$, $F = 6.49$) lo que indica que la variación temporal influye de forma diferente en cada hojarasca.

TABLA 5.22

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-AMONIO

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP
NOV88	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	n.s
SEP88	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s	n.s	
JUL88	n.s	n.s	***	***	***	n.s	n.s		
MAY88	**	n.s	***	***	***	n.s			
ABR88	n.s	n.s	***	***	***				
MAR88	***	***	***	n.s					
FEB88	***	***	***						
ENE88	***	***							
DIC87	n.s								

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

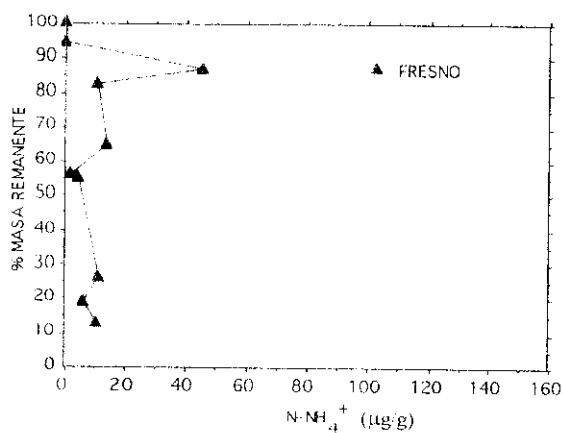
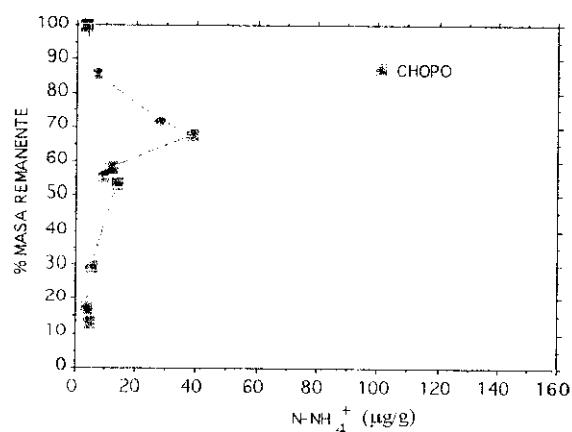
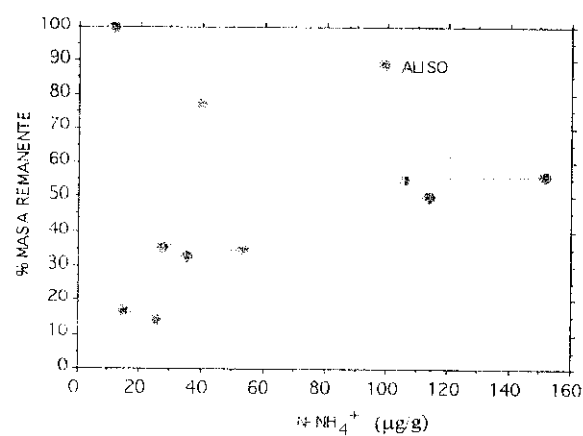


Figura 5.13. Relación del nitrógeno-amonio con la masa remanente de las hojarascas

Durante las primeras recogidas hay un incremento de la concentración de NH_4^+ alcanzando un máximo a los 2 meses para alisos y fresnos y a los 3 meses para los chopos, después aparece un descenso en forma de dientes de sierra más o menos pronunciados. El N-NH_4^+ tiende a acumularse y al final los niveles son más elevados que los iniciales en los tres casos. El incremento inicial se puede relacionar con el ataque de los microorganismos mineralizadores amonificantes que colonizan las hojas enterradas.

Las concentraciones de N-NH_4^+ de las hojarascas con relación a la cantidad de masa seca remanente (figura 5.13) tienen un comportamiento semejante a lo largo del tiempo, aumentando durante los primeros meses hasta alcanzar el máximo que en aliso y chopo es en torno al 60 % de masa seca remanente mientras que en fresno es del 86 %. Luego disminuyen aunque al final los valores son mayores que los iniciales y el porcentaje de masa remanente es semejante en las tres hojarascas. Los coeficientes de regresión no son significativos.

5.5 VARIACIONES DEL NITROGENO-NITRATO

El nitrógeno-nitrato sigue una dinámica semejante (tabla 5.1 y figura 5.14) en las tres hojarascas con subidas y bajadas a lo largo de la degradación. Las relaciones N-NO_3^- -tiempo de degradación (figura 5.15) tienen unos coeficientes de regresión $r_{\text{aliso}} = -0.38$, $r_{\text{chopo}} = -0.47$ y $r_{\text{fresno}} = -0.50$ ($p_{\text{aliso}} = 0.0350$, $p_{\text{chopo}} = 0.0093$, $p_{\text{fresno}} = 0.0046$).

Las variaciones entre los tipos de hojarasca (tabla 5.23) son significativas ($p < 0.05$, $F = 3.34$) al igual que las variaciones temporales ($p < 0.01$, $F = 86.53$). Si observamos la tabla de comparación entre las medias del N-NO_3^- de las hojarascas (tabla 5.24) apreciamos que solo existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre chopo y fresno, contrariamente a lo que ocurría con el N-NH_4^+ , pues las medias de chopo y aliso son muy parecidas. En la tabla de comparación entre las medias de los meses (tabla 5.25) una gran mayoría son diferencias significativas. Cabe destacar que, entre muestreos consecutivos, todas son significativas ($p < 0.01$), excepto entre febrero 88-marzo 88 y septiembre 88-noviembre 88.

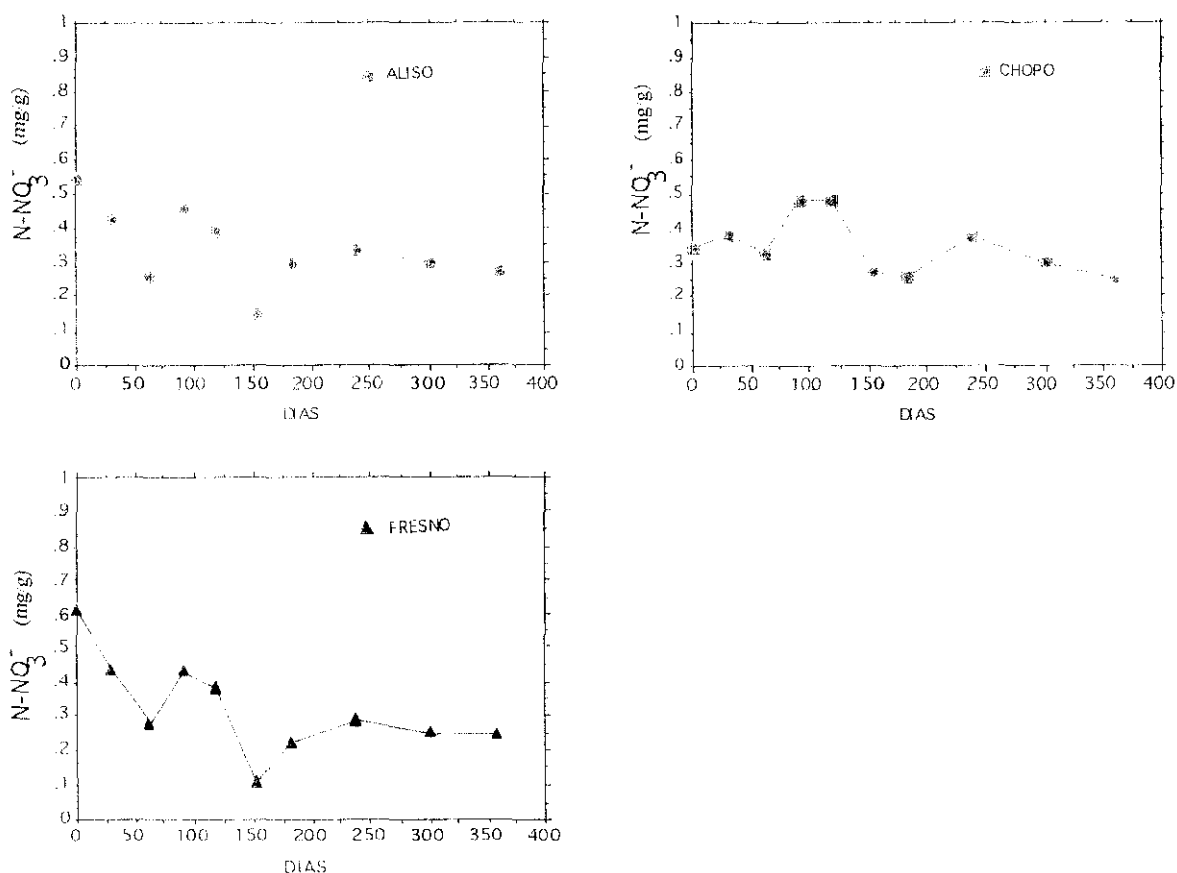


Figura 5.14. Variaciones del nitrógeno-nitrato de las hojarascas

TABLA 5.23

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO-NITRATO DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	9	0.0994	86.5311	0.01
Hojarasca	2	0.0038	3.3363	0.05
Interacción	18	0.0117	10.2185	0.01

TABLA 5.24

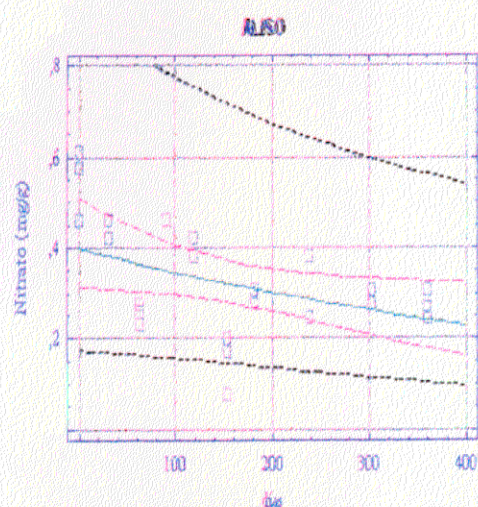
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO NITRATO DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOPO
FRESNO	n.s	**
CHOPO	n.s	

** p<0.05

n.s no significativa

Figura 5.15. Variaciones del nitrógeno-nitrato de la hojarasca según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{-0.9198-0.0013x}$$

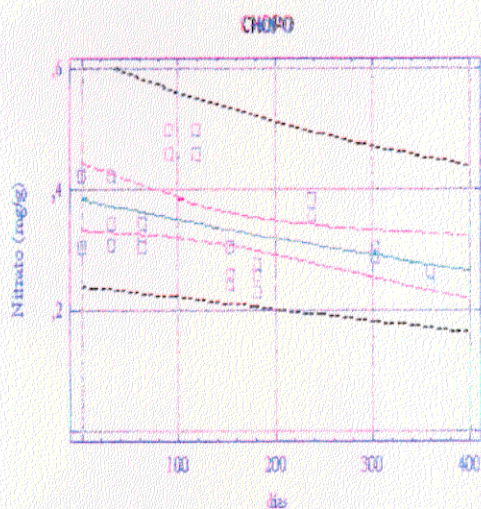
$$r = -0.3862$$

$$es = 0.3842$$

$$F = 4.9087$$

$$p = 0.0350$$

$$R^2 = 14.92\%$$



$$y = e^{-0.9303-0.0009x}$$

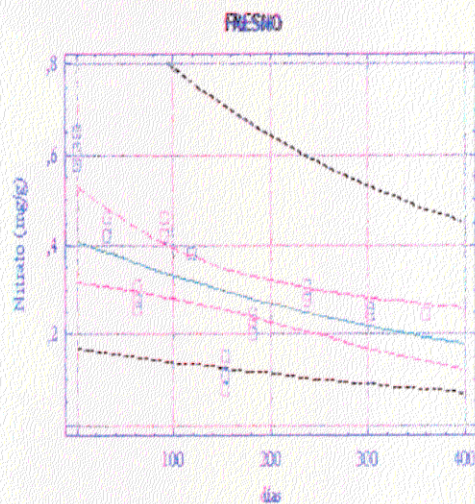
$$r = -0.4666$$

$$es = 0.2185$$

$$F = 7.7919$$

$$p = 0.0093$$

$$R^2 = 21.77\%$$



$$y = e^{-0.8920-0.0021x}$$

$$r = -0.5026$$

$$es = 0.4149$$

$$F = 9.4641$$

$$p = 0.0046$$

$$R^2 = 25.26\%$$

TABLA 5.25

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-NITRATO

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP
NOV88	***	***	n.s	***	***	***	n.s	***	n.s
SEP88	***	***	n.s	***	***	***	n.s	***	
JUL88	***	***	**	***	***	***	***		
MAY88	***	***	n.s	***	***	***			
ABR88	***	***	***	***	***				
MAR88	***	n.s	***	n.s					
FEB88	**	**	***						
ENE88	***	***							
DIC87	***								

*** p<0.01 ** p<0.05 n.s no significativa

En el análisis de la varianza (tabla 5.23) las diferencias entre los valores de la interacción meses-hojarasca son significativas ($p<0.01$, $F = 10.22$), lo que indica que la variación temporal influye de forma distinta en cada hojarasca.

Los niveles más altos de N-NO_3^- en las hojarascas de aliso y fresno son los iniciales, es decir, antes de enterrarse en el suelo del bosque, mientras que este valor inicial es superado en algunas recogidas en la hojarasca de chopo. Merece resaltar que las concentraciones en el último muestreo son semejantes en los tres casos, característica que no ocurre al comienzo.

Las concentraciones de N-NO_3^- de las hojarascas de aliso y fresno con relación a la cantidad de masa seca remanente (figura 5.16) tienden a disminuir a lo largo del tiempo de degradación y, aunque hay subidas y bajadas intermedias, los valores más altos son los iniciales. En la hojarasca de chopo esta disminución es menos pronunciada y hay muestreos en que se supera la concentración inicial de N-NO_3^- . Al final los valores de masa seca remanente y concentración de nitrato son semejantes en las tres hojarascas. Sin embargo, los coeficientes de regresión (figura 5.17) son $r_{\text{aliso}} = 0.52$ ($p = 0.0034$), $r_{\text{chopo}} = 0.38$ ($p = 0.0370$) y $r_{\text{fresno}} = 0.45$ ($p = 0.0118$).

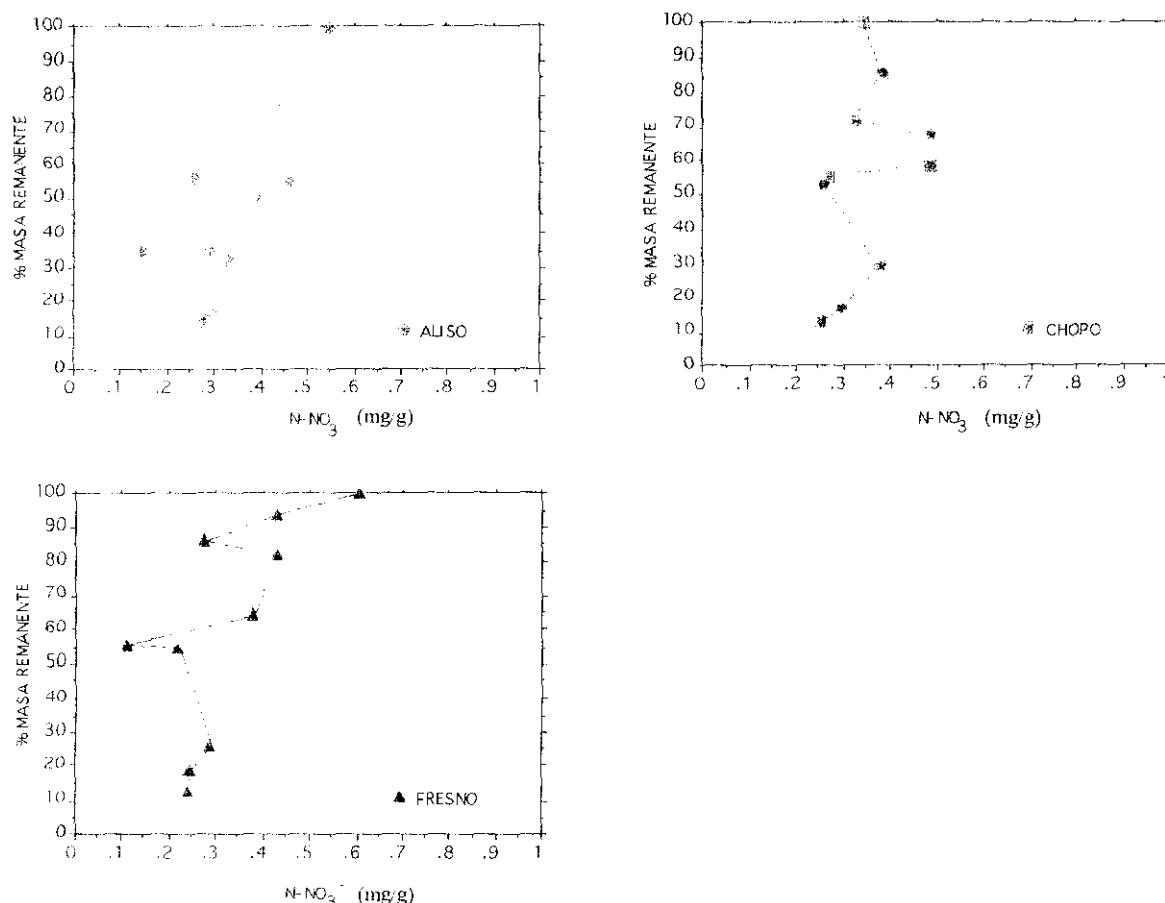


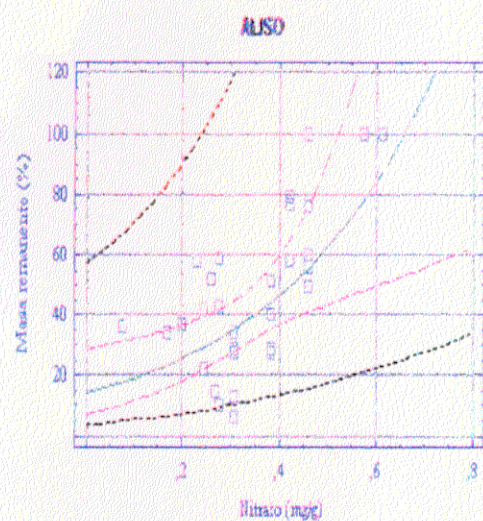
Figura 5.16. Relación del nitrógeno-nitrato con la masa remanente de las hojarascas

5.6 VARIACIONES DE LA RELACION C/N

Atendiendo al valor de esta relación se han clasificado las plantas en "mejorantes" (C/N de hoja inferior a 30), "acidificantes" (C/N de hojas superior a 50), e "indiferentes" (relaciones intermedias) (Duchaufour, 1975). En nuestro caso las hojarascas de fresno y aliso tienen siempre valores inferiores a 30 mientras que la de chopo, antes de enterrarse y el primer mes están por encima de 50, los 2 meses siguientes entre 33 y 46 y el resto de la experiencia con relaciones C/N inferiores a 30 (tabla 5.1 y figura 5.18).

El análisis de la varianza (tabla 5.26) pone de manifiesto que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los tres tipos de hojarasca ($F = 297.54$), entre los meses de recogida ($F = 31.38$) y entre los valores de C/N de la interacción meses-hojarasca ($F = 15.90$).

Figura 5.17. Variaciones de la masa remanente de hojarasca y el nitrógeno-nitrato según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{2.6549+2.9591x}$$

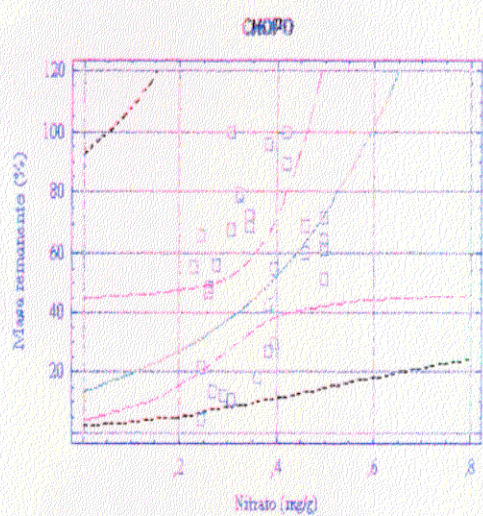
$$r = 0.5176$$

$$es = 0.5893$$

$$F = 10.2470$$

$$p = 0.0034$$

$$R^2 = 26.79 \%$$



$$y = e^{2.6152+3.4184x}$$

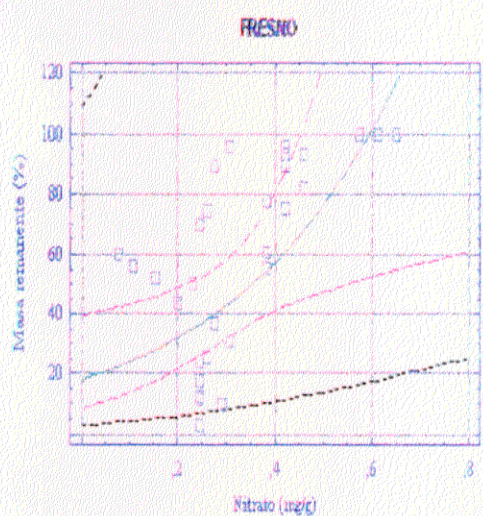
$$r = 0.3824$$

$$es = 0.7263$$

$$F = 4.7968$$

$$p = 0.0370$$

$$R^2 = 14.63 \%$$



$$y = e^{2.8964+2.8733x}$$

$$r = 0.4536$$

$$es = 0.7929$$

$$F = 7.2530$$

$$p = 0.0118$$

$$R^2 = 20.57 \%$$

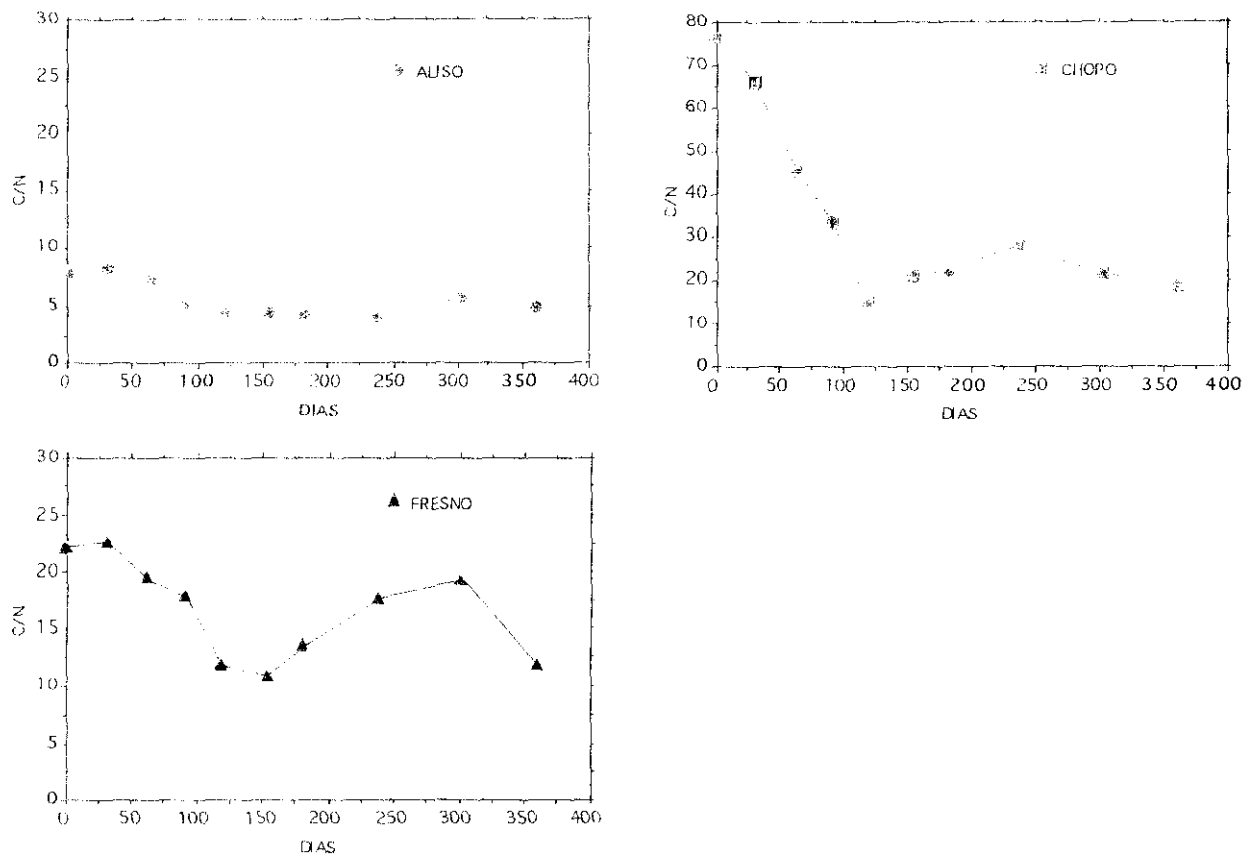


Figura 5.18. Variaciones de la relación C/N de las hojarascas

TABLA 5.26

ANÁLISIS DE LA VARIANZA DE LA RELACION C/N DE LAS HOJARASCAS

Fuente variación	g.l	M.S.	F	p<
Meses	9	696.6380	31.3821	0.01
Hojarasca	2	6604.9790	297.5408	0.01
Interacción	18	352.8937	15.8971	0.01

La relación C/N de la hojarasca de aliso es la más baja, entre 8.5 y 4, lo que concuerda con su carácter de especie actinorriza y fijadora de nitrógeno. La dinámica que se observa en su evolución a lo largo del tiempo enterrada en el suelo del bosque es una disminución sucesiva durante los cuatro primeros meses de casi la mitad de la razón inicial. Luego permanece hasta el octavo mes sin variación, sube a 5.74 a los 10 meses y finalmente baja a 4.95 en el último muestreo.

La relación C/N de la hojarasca de chopo es la más elevada y la que tiene más variabilidad (76.40 - 15.42). La disminución es muy pronunciada durante los 4 primeros meses, llegando en este intervalo hasta el valor mínimo. Después sube sensiblemente hasta 28.52 a los 238 días (8 meses) y baja en las siguientes recogidas de manera que en la última es de 18.87. Según Lutz y Chandler (1946) el valor crítico de la relación C/N para la mineralización de nitrógeno en los suelos de bosques es variable pero generalmente oscila entre 20 y 30, por encima de estos niveles se produce la inmovilización microbiana, que en nuestro caso se da hasta el 4º mes, con relaciones que oscilan entre 76.40 y 15.42.

La relación C/N en la hojarasca de fresno ocupa un lugar intermedio entre la de chopo y aliso. Las variaciones que sufre a lo largo del tiempo son semejantes a las de aliso y menores que las de chopo. Disminuye sucesivamente hasta el 5º mes en que el valor del cociente C/N (10.98) es aproximadamente la mitad del inicial, sube en los meses siguientes hasta 19.37 y baja en la última recogida hasta 11.75.

En cuanto a los coeficientes de regresión con relación al tiempo (figura 5.19), no es significativo en fresno, $r = -0.36$ ($p = 0.0535$), mientras que los de aliso y chopo sí lo son con $r = -0.47$ ($p = 0.0086$) y $r = -0.67$ ($p = 0.0000$).

En la tabla de comparación entre las medias de las hojarascas (tabla 5.27), se observa que todas las diferencias son significativas ($p < 0.01$), mientras que en el cuadro de significación de las diferencias mensuales (tabla 5.28), podemos observar que noviembre 87 y diciembre 87 tienen diferencias significativas con todos los demás, excepto entre ellos, y enero 88 tiene también diferencias significativas con el resto de los meses.

TABLA 5.27

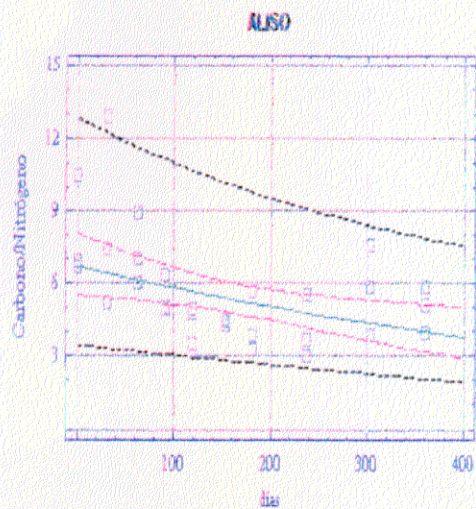
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DE LA RELACION C/N DE LAS HOJARASCAS

	ALISO	CHOPO
FRESNO	***	***
CHOPO	***	

*** $p < 0.01$

La relación N_{total} -C/N (figura 5.20) es significativa en los tres casos con un coeficiente de regresión en chopo $r = -0.95$ ($p = 0.0000$), en aliso $r = -0.84$ ($p = 0.0000$) y en fresno $r = -0.77$ ($p = 0.0000$). Por otra parte, la relación porcentaje de C orgánico-C/N (figura 5.21) tiene coeficientes de regresión menores, $r_{aliso} = 0.44$ ($p = 0.0147$), $r_{chopo} = 0.61$ ($p = 0.0004$) y $r_{fresno} = 0.50$ ($p = 0.0049$).

Figura 5.19. Variaciones de la relación C/N de la hojarasca según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{1.8996-0.0014x}$$

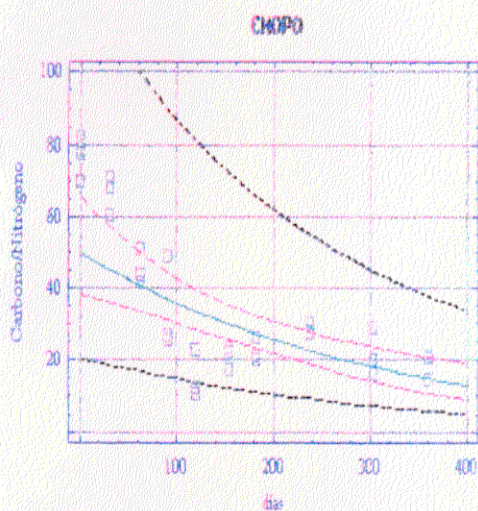
$$r = -0.4708$$

$$es = 0.3040$$

$$F = 7.9775$$

$$p = 0.0086$$

$$R^2 = 22.17 \%$$



$$y = e^{3.9172-0.0033x}$$

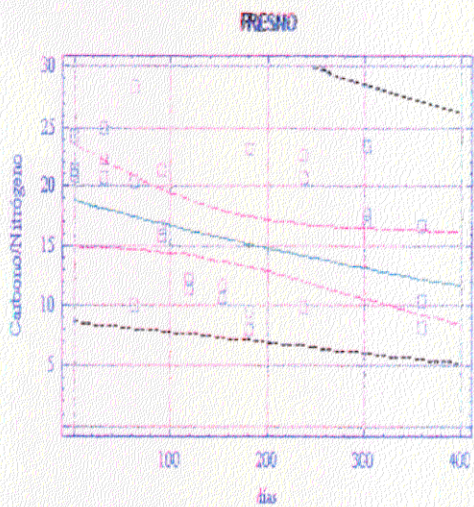
$$r = -0.6771$$

$$es = 0.4219$$

$$F = 23.7126$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 45.85 \%$$



$$y = e^{2.9344-0.0011x}$$

$$r = -0.3559$$

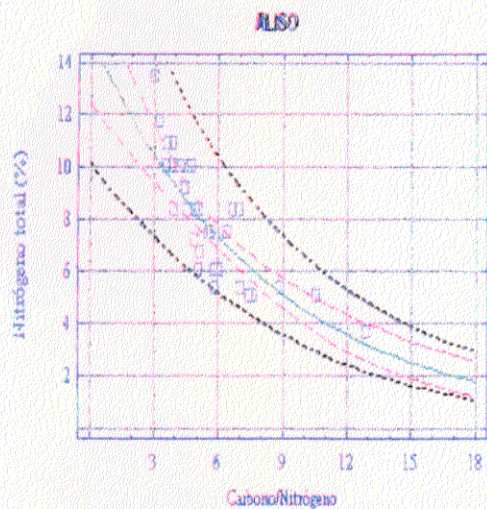
$$es = 0.3615$$

$$F = 4.0634$$

$$p = 0.0535$$

$$R^2 = 12.67 \%$$

Figura 5.20. Variaciones del nitrógeno total y la relación C/N de la hojarasca según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{2.6781-0.1197x}$$

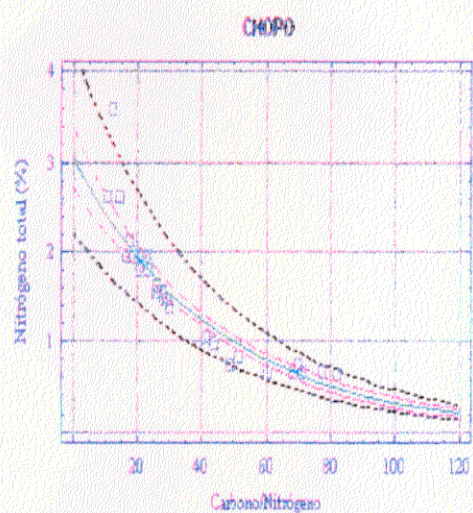
$$r = -0.8439$$

$$es = 0.1681$$

$$F = 69.3134$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 71.23 \%$$



$$y = e^{1.1179-0.0225x}$$

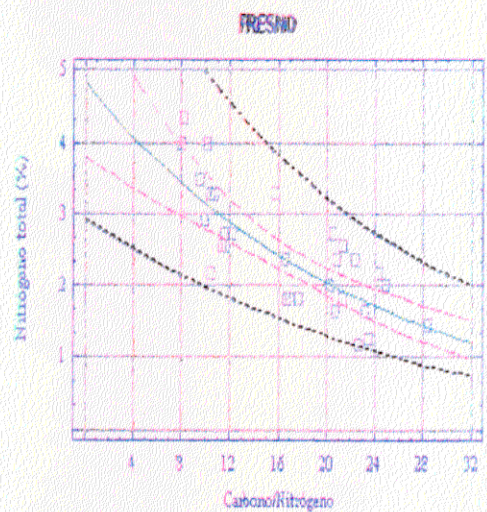
$$r = -0.9544$$

$$es = 0.1507$$

$$F = 286.6378$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 91.10 \%$$



$$y = e^{1.4718-0.0433x}$$

$$r = -0.7703$$

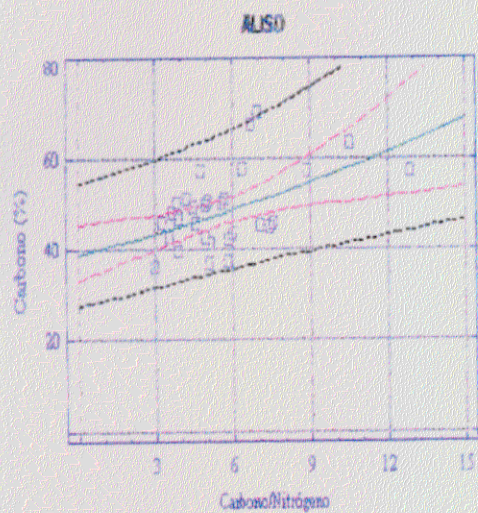
$$es = 0.2168$$

$$F = 40.8753$$

$$p = 0.0000$$

$$R^2 = 59.35 \%$$

Figura 5.21. Variaciones del carbono orgánico y la relación C/N de la hojarasca según un modelo de regresión exponencial



$$y = e^{3.4933+0.0323x}$$

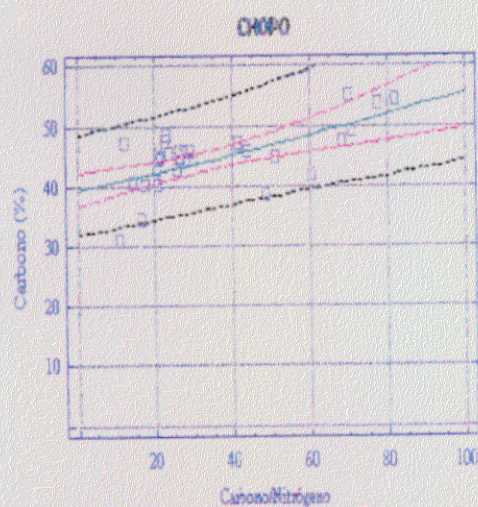
$$r = 0.4409$$

$$es = 0.1451$$

$$F = 6.7560$$

$$p = 0.0147$$

$$R^2 = 19.44 \%$$



$$y = e^{3.6048+0.0034x}$$

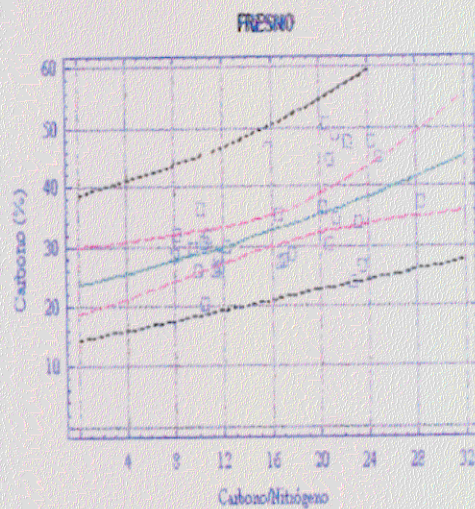
$$r = 0.6068$$

$$es = 0.0966$$

$$F = 16.3223$$

$$p = 0.0004$$

$$R^2 = 36.83 \%$$



$$y = e^{3.1630+0.0200x}$$

$$r = 0.5004$$

$$es = 0.2093$$

$$F = 9.3559$$

$$p = 0.0049$$

$$R^2 = 25.05 \%$$

TABLA 5.28

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DE LA
RELACION C/N

	87 NOV	87 DIC	88 ENE	88 FEB	88 MAR	88 ABR	88 MAY	88 JUL	88 SEP
NOV88	***	***	***	***	n.s	n.s	n.s	**	n.s
SEP88	***	***	***	n.s	**	n.s	n.s	n.s	
JUL88	***	***	***	n.s	**	n.s	n.s		
MAY88	***	***	***	**	n.s	n.s			
ABR88	***	***	***	***	n.s				
MAR88	***	***	***	***					
FEB88	***	***	**						
ENE88	***	***							
DIC87	n.s								

6

INFLUENCIA DEL ARBOLADO SOBRE VARIABLES FISICAS, QUIMICAS Y BIOLOGICAS DEL SUELO

Las medias mensuales de 5 réplicas, con su error estándar, de las variables edáficas analizadas aparecen en la tabla 6.1. Los muestreos se realizaron durante un año en las cinco zonas definidas: árboles de aliso (AA), matorral de aliso (MA), bosque mixto (B), chopera (CH) y zona sin arbolado (SA).

TABLA 6.1

VALORES MEDIOS DE LAS VARIABLES EDAFICAS ANALIZADAS CON SU ERROR
ESTANDAR

MICROORGANISMOS AEROBIOS (NMP/GRAMO TIERRA)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	8100± 2358	3760±1135	640± 189	534± 201	59± 7
JUL	1360± 586	364± 113	296± 62	230± 38	56± 10
AGO	720± 262	224± 73	170± 38	210± 25	36± 4
SEP	780± 146	286± 43	125± 36	256± 79	47± 9
OCT	11100± 3796	3160± 613	640± 189	780± 256	126± 37
NOV	1330± 371	232± 71	150± 53	262± 81	75± 16
DIC	714± 187	192± 79	73± 16	168± 57	49± 8
ENE	446± 117	129± 49	46± 8	118± 40	42± 10
FEB	426± 160	112± 38	55± 6	124± 34	50± 8
MAR	670± 180	211± 25	130± 31	138± 32	62± 7
ABR	1300± 565	370± 56	140± 29	138± 32	44± 4
MAY	8500± 1643	3560± 767	790± 191	940± 406	72± 16

MICROORGANISMOS ANAEROBIOS (NMP/GRAMO DE TIERRA)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	94000± 17493	7100±1166	1050± 158	1350±332	296± 70
JUL	2620± 441	1290± 576	206± 42	148± 29	144± 28
AGO	1640± 360	500± 82	358± 130	124± 34	95± 24
SEP	3460± 719	880± 415	396± 123	246± 78	296± 62
OCT	87000± 16093	24200±4923	3660±1272	1080±220	492±140
NOV	3100± 245	640± 189	234± 16	262± 76	118± 35
DIC	1720± 250	560± 102	376± 113	176± 33	75± 16
ENE	1170± 359	300± 22	226± 60	112± 36	41± 4
FEB	1520± 420	340± 43	480± 93	202± 44	69± 17
MAR	2440± 737	610± 197	530± 73	312± 64	180± 53
ABR	4500± 1508	620± 73	670± 180	374± 61	222± 42
MAY	253000±141964	10400±1990	1660± 392	1560±236	450± 96

ARA (nM C₂H₄/GRAMO TIERRA.DIA)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	0.1858±0.04	0.2786±0.09	0.0851±0.03	0.116±0.03	0.081±0.02
JUL	0.1393±0.04	0.1200±0.03	0.0619±0.02	0.070±0.02	0.031±0.01
AGO	0.0213±0.01	0.1509±0.02	0.5496±0.11	0.120±0.04	0.327±0.04
SEP	0.7819±0.58	0.9774±0.58	0.3630±0.33	0.156±0.11	0.123±0.07
OCT	1.1838±0.79	6.9684±5.44	0.2472±0.04	0.090±0.03	0.232±0.06
NOV	0.0749±0.03	0.1423±0.02	2.9597±0.67	0.150±0.04	0.285±0.14
DIC	0.2285±0.04	0.1999±0.02	0.2071±0.003	0.157±0.02	0.121±0.01
ENE	0.0992±0.01	3.0380±1.73	0.1191±0.04	0.093±0.03	3.508±1.34
FEB	0.1588±0.05	0.1191±0.008	4.6066±1.28	0.000	0.000
MAR	2.0363±1.86	0.2619±0.06	0.0929±0.03	0.2281±0.13	0.0422±0.03
ABR	0.4633±0.05	0.9486±0.35	0.5736±0.09	0.3530±0.04	0.3971±0.04
MAY	0.2294±0.16	0.0560±0.02	0.1652±0.05	0.0300±0.01	0.0451±0.005

pH

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	8.11±0.01	8.23±0.01	8.13±0.02	8.17±0.01	8.02±0.01
JUL	8.12±0.01	8.27±0.01	8.15±0.02	8.20±0.01	8.05±0.01
AGO	8.11±0.01	8.22±0.02	8.14±0.01	8.16±0.02	8.03±0.01
SEP	8.02±0.01	8.15±0.04	8.13±0.02	8.13±0.01	8.04±0.01
OCT	7.95±0.02	8.11±0.05	8.13±0.02	8.14±0.02	8.03±0.02
NOV	7.94±0.02	8.03±0.03	8.11±0.02	8.10±0.03	7.98±0.02
DIC	7.91±0.02	7.99±0.02	8.05±0.02	8.04±0.03	7.88±0.02
ENE	7.87±0.02	8.00±0.03	8.03±0.02	8.00±0.05	7.94±0.03
FEB	7.91±0.02	8.03±0.04	8.04±0.02	8.05±0.03	7.94±0.04
MAR	7.97±0.02	8.16±0.02	8.06±0.02	8.09±0.03	7.99±0.02
ABR	8.01±0.03	8.19±0.01	8.10±0.02	8.12±0.02	8.02±0.02
MAY	8.05±0.02	8.22±0.02	8.14±0.02	8.16±0.02	8.03±0.02

HUMEDAD (%)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	26.80±0.45	28.43±0.35	11.36±0.22	4.11±0.21	4.32±0.14
JUL	24.30±0.27	25.39±0.16	8.19±0.24	3.71±0.14	5.69±0.14
AGO	17.65±0.42	20.51±0.41	3.92±0.27	3.02±0.18	4.35±0.18
SEP	23.81±1.31	31.99±0.69	8.47±0.28	3.73±0.12	3.80±0.19
OCT	32.28±0.79	35.39±0.49	11.92±0.27	4.72±0.15	4.56±0.19
NOV	42.28±0.89	40.56±0.68	13.22±0.22	5.61±0.22	5.94±0.23
DIC	40.08±0.40	46.38±0.38	16.78±0.44	6.35±0.16	7.03±0.13
ENE	41.87±0.46	43.25±0.44	22.48±0.40	7.65±0.26	7.32±0.14
FEB	37.11±0.61	37.71±0.40	20.28±0.21	7.31±0.13	7.34±0.32
MAR	32.37±0.45	34.56±0.51	15.52±0.80	5.80±0.28	6.26±0.41
ABR	33.73±0.46	36.22±0.51	16.83±0.92	4.96±0.10	6.21±0.32
MAY	29.67±0.62	31.30±0.33	12.88±0.69	4.14±0.20	4.62±0.17

CARBONO (%)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	3.29±0.22	2.86±0.23	2.74±0.14	2.24±0.08	1.08±0.04
JUL	3.12±0.23	2.76±0.17	2.73±0.16	2.21±0.10	1.07±0.06
AGO	3.74±0.20	2.92±0.25	2.71±0.15	2.21±0.11	1.18±0.10
SEP	3.95±0.20	2.89±0.21	2.81±0.17	2.33±0.13	1.33±0.15
OCT	4.20±0.22	2.94±0.21	2.87±0.21	2.40±0.16	1.37±0.18
NOV	4.21±0.16	3.14±0.15	2.91±0.19	2.58±0.14	1.45±0.15
DIC	4.55±0.20	3.36±0.14	3.04±0.25	2.86±0.06	1.79±0.09
ENE	4.05±0.22	3.24±0.11	3.34±0.21	3.10±0.09	1.93±0.14
FEB	4.00±0.26	3.26±0.21	3.32±0.21	3.14±0.13	1.80±0.21
MAR	3.71±0.23	3.06±0.16	2.56±0.17	2.45±0.14	1.12±0.07
ABR	3.65±0.13	3.00±0.25	2.86±0.16	2.36±0.10	1.13±0.07
MAY	3.71±0.22	3.00±0.17	2.89±0.18	2.40±0.09	1.04±0.07

NITROGENO-NITRATO (µg/g)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	16.82±0.13	15.61±0.18	19.56±0.30	19.23±0.19	1.18±0.03
JUL	16.94±0.10	15.78±0.15	19.90±0.24	19.38±0.21	1.20±0.03
AGO	16.40±0.15	15.47±0.13	18.78±0.50	19.15±0.16	1.14±0.04
SEP	15.59±0.12	15.25±0.16	18.61±0.21	18.61±0.20	1.13±0.03
OCT	15.40±0.22	15.22±0.20	18.48±0.23	17.99±0.26	1.11±0.02
NOV	14.50±0.32	14.07±0.38	18.23±0.25	17.30±0.39	1.12±0.03
DIC	13.21±0.61	12.68±0.20	17.82±0.14	16.00±0.39	0.92±0.02
ENE	13.33±0.56	12.57±0.26	17.19±0.24	15.43±0.31	0.78±0.05
FEB	14.00±0.30	13.86±0.32	17.79±0.23	16.53±0.51	0.96±0.04
MAR	14.66±0.31	14.52±0.25	18.63±0.23	18.25±0.27	0.97±0.02
ABR	15.51±0.26	14.97±0.27	19.08±0.36	17.78±0.49	1.03±0.04
MAY	16.42±0.23	15.49±0.15	19.65±0.31	18.57±0.16	1.13±0.03

NITROGENO-AMONIO ($\mu\text{g/g}$)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	35.76 \pm 1.73	33.70 \pm 1.80	22.93 \pm 0.78	21.72 \pm 1.63	16.08 \pm 0.45
JUL	35.13 \pm 2.00	33.27 \pm 1.98	21.96 \pm 0.87	21.50 \pm 1.89	15.57 \pm 0.66
AGO	36.79 \pm 1.50	36.03 \pm 1.35	23.91 \pm 0.73	23.00 \pm 1.34	17.33 \pm 0.36
SEP	37.32 \pm 1.42	37.07 \pm 1.26	24.93 \pm 0.71	24.50 \pm 1.09	18.33 \pm 0.47
OCT	37.39 \pm 1.33	37.78 \pm 1.42	25.63 \pm 0.74	25.00 \pm 1.33	18.64 \pm 0.48
NOV	35.55 \pm 1.64	34.55 \pm 1.54	22.39 \pm 0.68	20.96 \pm 1.03	16.10 \pm 0.51
DIC	33.26 \pm 1.49	31.03 \pm 1.22	18.77 \pm 0.90	17.57 \pm 0.93	12.51 \pm 0.30
ENE	31.50 \pm 1.57	28.66 \pm 1.92	17.66 \pm 0.85	16.55 \pm 0.92	11.86 \pm 0.27
FEB	33.92 \pm 2.85	30.76 \pm 1.72	19.22 \pm 1.15	18.16 \pm 0.50	12.79 \pm 0.49
MAR	38.37 \pm 1.50	38.14 \pm 2.36	27.35 \pm 0.87	25.38 \pm 1.66	17.69 \pm 0.46
ABR	37.15 \pm 1.59	36.18 \pm 1.78	26.32 \pm 1.10	24.38 \pm 1.16	17.19 \pm 0.49
MAY	36.06 \pm 1.40	35.27 \pm 1.91	23.82 \pm 1.03	21.52 \pm 1.53	16.09 \pm 0.68

NITROGENO TOTAL (mg/g)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	3.08 \pm 0.18	2.84 \pm 0.11	2.68 \pm 0.07	2.09 \pm 0.11	1.27 \pm 0.10
JUL	2.85 \pm 0.09	2.50 \pm 0.18	2.64 \pm 0.07	1.79 \pm 0.11	1.22 \pm 0.08
AGO	3.49 \pm 0.19	3.32 \pm 0.19	2.98 \pm 0.07	2.55 \pm 0.18	1.29 \pm 0.11
SEP	4.08 \pm 0.21	3.36 \pm 0.16	2.98 \pm 0.18	3.02 \pm 0.10	1.43 \pm 0.14
OCT	4.23 \pm 0.24	3.61 \pm 0.14	3.01 \pm 0.13	3.07 \pm 0.11	1.54 \pm 0.15
NOV	4.18 \pm 0.24	3.69 \pm 0.10	2.70 \pm 0.11	3.00 \pm 0.09	1.35 \pm 0.10
DIC	4.00 \pm 0.07	3.70 \pm 0.15	2.45 \pm 0.18	2.76 \pm 0.09	1.36 \pm 0.18
ENE	3.21 \pm 0.17	3.17 \pm 0.17	2.32 \pm 0.15	2.48 \pm 0.12	1.16 \pm 0.09
FEB	3.26 \pm 0.21	3.24 \pm 0.20	2.35 \pm 0.12	2.15 \pm 0.11	1.07 \pm 0.14
MAR	3.15 \pm 0.11	2.89 \pm 0.18	2.30 \pm 0.09	1.87 \pm 0.15	0.90 \pm 0.09
ABR	2.94 \pm 0.09	2.82 \pm 0.17	2.39 \pm 0.10	1.88 \pm 0.13	1.15 \pm 0.06
MAY	2.88 \pm 0.07	2.73 \pm 0.19	2.47 \pm 0.10	1.78 \pm 0.09	1.08 \pm 0.11

RELACION C/N

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	10.89 \pm 0.98	10.10 \pm 0.56	10.31 \pm 0.44	10.84 \pm 0.52	8.66 \pm 0.33
JUL	11.07 \pm 1.01	11.07 \pm 0.43	10.30 \pm 0.35	12.48 \pm 0.23	8.77 \pm 0.07
AGO	10.86 \pm 0.78	8.74 \pm 0.36	9.13 \pm 0.67	8.91 \pm 0.61	9.41 \pm 1.04
SEP	9.76 \pm 0.61	8.68 \pm 0.84	9.58 \pm 0.78	7.80 \pm 0.42	9.40 \pm 0.85
OCT	10.07 \pm 0.70	8.12 \pm 0.52	9.62 \pm 0.75	7.83 \pm 0.56	9.00 \pm 0.86
NOV	10.09 \pm 0.37	8.58 \pm 0.62	10.78 \pm 0.65	8.60 \pm 0.48	10.82 \pm 0.84
DIC	11.37 \pm 0.49	9.11 \pm 0.36	12.78 \pm 1.35	10.47 \pm 0.40	14.40 \pm 2.32
ENE	12.72 \pm 0.59	10.25 \pm 0.29	14.57 \pm 1.07	12.83 \pm 1.10	17.60 \pm 2.38
FEB	12.35 \pm 0.66	10.12 \pm 0.68	14.24 \pm 1.22	14.98 \pm 1.37	18.40 \pm 3.62
MAR	11.85 \pm 0.73	10.82 \pm 0.95	11.04 \pm 0.63	13.36 \pm 1.23	13.04 \pm 1.51
ABR	12.59 \pm 0.79	10.99 \pm 1.42	12.11 \pm 0.96	12.88 \pm 0.85	10.22 \pm 1.17
MAY	12.89 \pm 0.68	11.12 \pm 1.02	11.84 \pm 0.98	13.70 \pm 1.09	10.22 \pm 1.48

6.1 TENDENCIAS DE VARIACION DEL CONJUNTO DE OBSERVACIONES

Con las medias recogidas en la tabla 6.1 se obtuvo una matriz de 60 (12 meses x 5 zonas) x 11 variables con la que se realizó un análisis de componentes principales (ACP). La figura 6.1 representa la proyección de las observaciones en el plano obtenido a partir de los ejes 1 y 2 del ACP realizado con los datos de abundancia (NMP) de microorganismos diazotróficos totales, aerobios y anaerobios, ARA de los microorganismos diazotróficos y diversas variables (pH, humedad, N-NH_4^+ , N-NO_3^- , nitrógeno total, carbono orgánico, relación C/N) de los suelos de las zonas estudiadas.

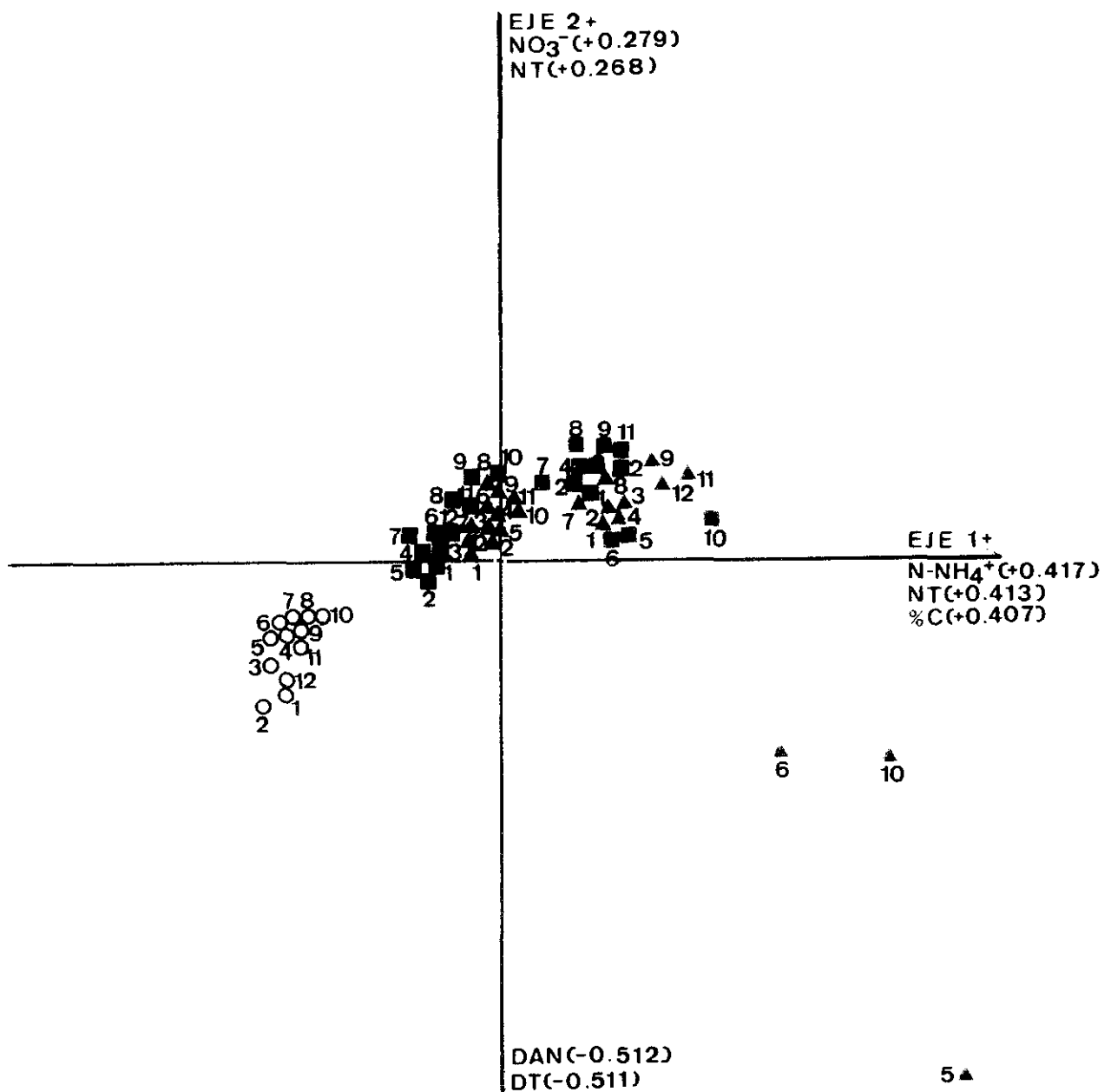
El eje 1 absorbe el 39.81 % de la varianza y se caracteriza por ser apolar, con variables de factores de carga más importantes: NH_4^+ (+0.417), N total (+0.413) y C orgánico (+0.407) en el extremo positivo. El eje 2 (absorción de varianza: 20.64 %) presenta como variables principales NO_3^- (+0.279) y N total (+0.268) en el extremo positivo y NMP de microorganismos diazotróficos anaerobios (-0.512) y totales (-0.511) en el extremo negativo.

Si observamos la distribución de todos los puntos de muestreo, destaca una clara diferenciación espacial. Aparecen tres grupos bien definidos: árboles y matorral de aliso, bosque mixto y chopera, y zona sin arbolado. Sin embargo, no se observa una segregación temporal, ya que en cada grupo considerado se detecta una gran heterogeneidad de las muestras. Desde un punto de vista estacional, las observaciones recogidas a lo largo del año aparecen entremezcladas. Así, en el plano 1-2 podemos apreciar que existe una relación clara entre las especies vegetales y la composición del suelo, tanto microbiana (abundancia y actividad de fijadores libres) como de variables físicas y químicas, ya que la vegetación actúa como un regulador importante de la microflora edáfica (Remacle y De Leval, 1975). Todos los puntos de muestreo que corresponden a los árboles y matorral de aliso se encuentran en la parte positiva del eje 1, mientras que las demás zonas consideradas ocupan la parte negativa siguiendo un gradiente bosque mixto, chopera y zona sin arbolado. Si consideramos el eje 2, todos los puntos del matorral de aliso, 9 de los árboles de aliso, todos los del bosque mixto y ocho de la chopera están en la parte positiva.

Los suelos de las alisedas tienen, en general, unos niveles de amonio, nitrógeno total y carbono orgánico más elevados que las demás zonas. El N total caracteriza los dos ejes, como también encuentran Whittaker (1972), Ramírez *et al.* (1976) y Schmitz *et al.* (1989), lo que indica el protagonismo de esta variable en relación a la variación espacial, de manera que la presencia del N total en el polo positivo del eje 1 nos lleva a su identificación como una variable característica de las dos zonas de alisos, junto con el N-NH_4^+ y el C, y su presencia en el polo positivo del eje 2 nos indica que caracteriza las 4 zonas arboladas con el N-NO_3^- .

Las variables físicas y químicas de los suelos analizados, así como las abundancias relativas de microorganismos fijadores de nitrógeno aerobios y anaerobios y su actividad, considerados al mismo tiempo en un análisis multivariante, nos informan sobre qué procesos tienen lugar en cada zona y mes del año. Además, si el NMP puede ser indicador de la intensidad de los procesos bioquímicos (Schmitz *et al.*, 1989), la mayor o menor magnitud de determinados parámetros nos informará sobre qué microorganismos son más o menos abundantes y por lo tanto qué procesos predominan.

Las concentraciones más altas de N-NH_4^+ , N total y C se dan en las dos zonas en que hay alisos y, para cada mes, siempre son mayores las de la zona con árboles. El N-NH_4^+ , que aparece en cantidades muy altas en ambas alisedas (ver tabla 6.1), proviene de la mineralización (amonificación) y fijación de nitrógeno. Las plantas actinorrizas influyen



- ▲ ARBOLES DE ALISO
- MATORRAL DE ALISO
- ▲ BOSQUETE MIXTO
- CHOPERA
- ZONA SIN ARBOLADO

1, 2, 3, = enero, febrero, ... diciembre

Figura 6.1. Análisis de componentes principales efectuado con los datos de abundancia de microorganismos diazotróficos aerobios y anaerobios, ARA y diversos parámetros (pH, humedad, nitrógeno-amonio, nitrógeno-nitrato, nitrógeno total, carbono orgánico, relación C/N) de los suelos de las zonas estudiadas

positivamente en la densidad de los microorganismos amonificantes (Gutiérrez Mañero y Bermúdez de Castro, 1983; Pérez Hernández *et al.*, 1989; Llinares, 1993; Acero *et al.*, 1993; Pozuelo *et al.*, 1995) produciendo abundante materia orgánica biodegradable y aumentando la actividad biológica del suelo (Rosswall y Paustian, 1984) al excretar compuestos carbonados por las raíces, pues la actividad fisiológica viene determinada por la disponibilidad de sustratos carbonados imprescindibles para el metabolismo de los microorganismos (Krotzky *et al.*, 1985). Las condiciones ambientales creadas por los árboles, como se ha visto en el capítulo 5, promueven una mayor tasa de descomposición de los restos vegetales (Escudero *et al.*, 1987). De este modo, las diferencias en las dinámicas de descomposición observadas en áreas con y sin árboles pueden ser debidas a diferencias en la mineralización entre estos dos ambientes. La fijación implica la entrada de nitrógeno atmosférico vía NH_4^+ siendo una forma alternativa a la mineralización.

Los suelos del bosque mixto y de la chopera tienen niveles de N-NH_4^+ , N total y C más altos que los de la zona sin arbolado, lo que concuerda con las experiencias de otros autores quienes observan que en bosques templados maduros la forma predominante de nitrógeno mineral en el suelo es N-NH_4^+ (Keeney, 1980; Vlassak, 1970; Rapp *et al.*, 1979). Parece probable que los árboles obtengan su nitrógeno como N-NH_4^+ a través de asociaciones con hongos heterótrofos en competencia con amonificantes heterótrofos. Lewis (1975) sugirió que el N-NH_4^+ puede ser asimilado por micorrizas como glutamina que se transfiere a los árboles.

En sitios con arbolado la nitrificación está más favorecida y por tanto los niveles de N-NO_3^- en el suelo son mayores pues la disponibilidad de nitrógeno hace que la competencia por el amonio a través de raíces, micorrizas, heterótrofos y nitrificantes esté reducida y así las bacterias nitrificantes mantienen poblaciones densas (Vitousek *et al.*, 1982). Sin embargo, como en la zona sin arbolado la concentración de nitrógeno en el suelo es baja, la competencia sería mayor, saliendo desfavorecidas las bacterias nitrificantes. De ahí que los niveles de N-NO_3^- sean bajísimos. Según algunos estudios (Rice y Pancholy, 1972; Haines, 1977; Bormann y Likens, 1979), la nitrificación y absorción de nitrato por las plantas caracteriza estados sucesionales tempranos mientras que la nitrificación está inhibida y las plantas utilizan principalmente amonio en sistemas sucesionales más maduros. Sin embargo otros autores (Monte y Christensen, 1979; Lamb, 1980; Robertson y Vitousek, 1981) no han verificado estas tendencias.

Los contenidos de materia orgánica y nitrógeno en los suelos son factores importantes que determinan su grado de fertilidad (Nye y Stephens, 1962). Así, los suelos de las zonas arboladas son más ricos que los de las zonas sin árboles en los que la intensidad del lixiviado es mayor (Kellmann, 1979; Escudero *et al.*, 1988). En estos suelos sin estrato arbóreo y de baja calidad existe una tasa de mineralización neta de nitrógeno baja y un retraso en la nitrificación (Vitousek *et al.*, 1982), mecanismos importantes que impiden o demoran la producción de nitrato. También el nitrato formado tiende a perderse por lixiviado y desnitrificación (Sahrawat, 1979), pues en suelos orgánicos y minerales con pH alcalino la nitrificación bajo condiciones aerobias es rápida y el nitrato formado es probable que se pierda por desnitrificación durante posteriores inundaciones o bajo regímenes de humedad fluctuantes (Sahrawat, 1982).

6.2 ANALISIS DE LAS VARIABLES EDAFICAS

6.2.1 VARIACIONES DEL pH

Las variaciones del pH entre los distintos suelos (tabla 6.2) son significativas con una $F = 85.81$. Lo mismo ocurre con las variaciones mensuales $F = 34.02$, $p < 0.01$ en ambos casos.

TABLA 6.2
ANALISIS DE LA VARIANZA DEL pH

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	0.1029	34.0176	0.01
Zonas	4	0.2597	85.8064	0.01
Interacción	44	0.0057	1.8914	0.01

En el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.3) hay diferencias no significativas entre chopera-matorral de alisos, chopera-bosquete y árboles de alisos-zona sin arbolado; todas las demás son significativas con una $p < 0.01$, excepto entre el matorral de alisos-bosquete que la $p < 0.05$. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.4) apreciamos como casi todas las diferencias son significativas ($p < 0.01$ y $p < 0.05$) excepto mayo-abril, mayo-junio, mayo-agosto, mayo-septiembre, abril-septiembre, abril-octubre, marzo-octubre, marzo-noviembre, febrero-diciembre, febrero-enero, enero-diciembre, octubre-septiembre, agosto-junio, agosto-julio, junio-julio.

TABLA 6.3
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL pH DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	n.s	***	***	***
B	***	**	n.s	
CH	***	n.s		
MA	***			

*** $p < 0.01$ ** $p < 0.05$ n.s no significativa

El análisis empleado en toda las tablas de significación de las diferencias es el LSD

TABLA 6.4

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL pH

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	**	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	n.s
ABR	**	***	**	n.s	n.s	***	***	***	***	**	
MAR	***	***	***	**	n.s	n.s	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s			
ENE	***	***	***	***	***	***	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	***	***	***	***	**						
OCT	***	***	***	n.s							
SEP	**	***	**								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

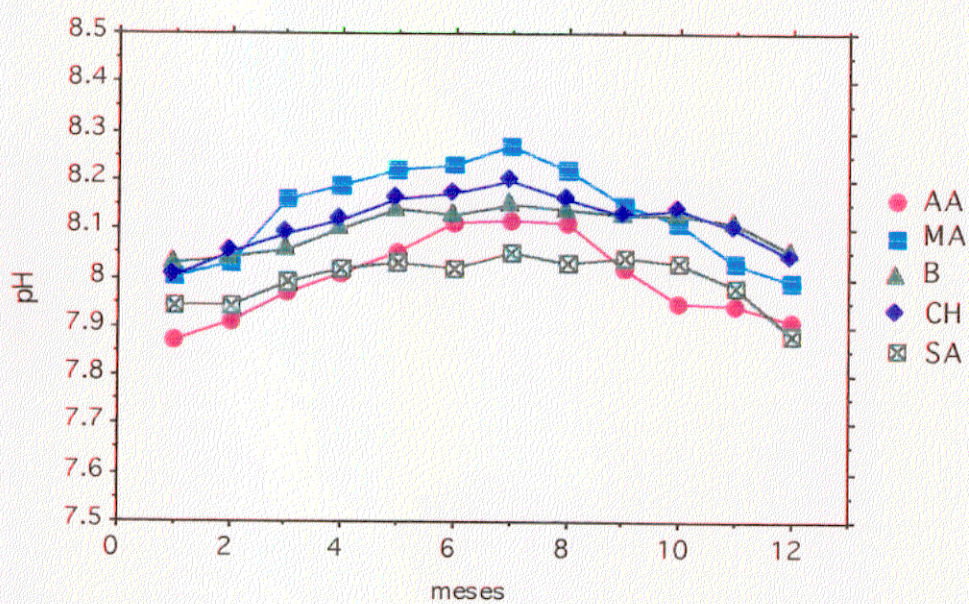


Figura 6.2. Variaciones del pH de los suelos

Como podemos observar en la figura 6.2 el pH del matorral es siempre mayor que el de los árboles y la zona sin arbolado. Y durante los meses de septiembre, octubre, noviembre, enero, febrero, marzo y abril, el pH de los árboles de aliso es menor que el de la zona sin arbolado, la cual, el resto del año tiene los valores más bajos con mínimo en diciembre. El bosque y la chopera tienen unos valores muy semejantes con mínimos en enero. Los valores más bajos se obtienen en los meses fríos del invierno en todas las zonas.

El pH más bajo corresponde a las muestras recogidas bajo el dosel de los árboles de aliso y la zona sin arbolado, entre las cuales, como se ha dicho, no existen diferencias significativas, mientras que los valores de pH más altos corresponden en la mayor parte de los muestreos al matorral de alisos, si bien no existen diferencias significativas entre éste y la chopera. Esto último extraña, pues contrasta con las observaciones realizadas por otros autores, los cuales muestran una disminución del pH del suelo bajo alisos (Miller, 19482), no sólo en suelos desnudos que han sido colonizados, sino también comparándolos con lugares de árboles vecinos (Bormann y DeBell, 1981) y que se justifica por degradación de la hojarasca de los alisos (Franklin *et al.*, 1968) y por el incremento de la velocidad de nitrificación y producción de ácidos orgánicos (Bormann y DeBell, 1981). De todas maneras, los suelos de las alisedas y de las demás zonas del bosque ripario son básicos como los suelos de otras alisedas de la Península Ibérica (Bermúdez de Castro *et al.*, 1976).

En el análisis de la varianza (tabla 6.2) las diferencias entre los valores de pH de la interacción meses-zonas aparecen significativas ($p < 0.01$), $F = 1.89$, lo que indica que la variación temporal influye de forma diferente en cada zona.

6.2.2 VARIACIONES DE LA HUMEDAD EDAFICA

Los suelos de las alisedas son los más húmedos (tabla 6.1 y figura 6.3), presentan niveles de humedad importantes todo el año incluso en los meses más calurosos y de menor precipitación debido a que están en la ribera del río y el nivel freático es alto. Así, el mínimo de humedad aparece en agosto y el máximo en diciembre en el matorral y en noviembre y enero en los árboles. Se observa también como el bosque sufre oscilaciones a lo largo del año con un porcentaje mínimo en agosto y máximo en enero. Por otro lado, conviene destacar que los niveles de humedad de la chopera y la zona sin arbolado son semejantes y muy bajos en relación con las otras zonas y las fluctuaciones son menos patentes, oscilando entre el 3 y 8 %.

Las diferencias entre los porcentajes de humedad (tabla 6.5) tanto de las zonas como de los meses son significativas ($p < 0.01$) con $F_{\text{zonas}} = 12409.62$ y $F_{\text{meses}} = 502.06$.

TABLA 6.5
ANALISIS DE LA VARIANZA DE LA HUMEDAD

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	483.8828	502.0562	0.01
Zonas	4	11960.4200	12409.6200	0.01
Interacción	44	61.8418	64.1644	0.01

En el cuadro de comparación de las medias de las zonas (tabla 6.6), todas las diferencias son significativas ($p < 0.01$) aunque la menor aparece entre chopera y zona sin arbolado. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.7) observamos como todas las diferencias son significativas ($p < 0.01$ y $p < 0.05$) excepto entre noviembre y febrero.

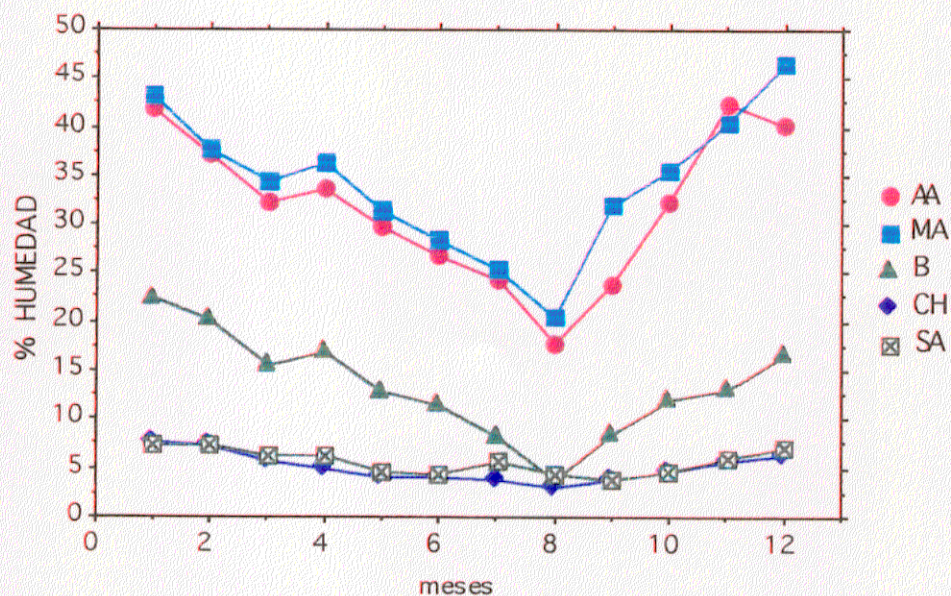


Figura 6.3. Variaciones de la humedad edáfica

TABLA 6.6

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DE HUMEDAD DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	***	
CH	***	***		
MA	***			

*** $P < 0.01$

En el análisis de la varianza (tabla 6.5) las diferencias entre los valores de humedad de la interacción meses-zonas son significativas ($p < 0.01$), $F = 64.16$ lo que indica que la variación temporal influye de forma distinta en cada zona.

TABLA 6.7

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DE HUMEDAD

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
ABR	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	
MAR	***	***	***	***	***	***	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	n.s	***	***			
ENE	***	***	***	***	***	***	***				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	***	***	***	***	***						
OCT	***	***	***	***							
SEP	***	***	***								
AGO	***	***									
JUL	***										

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

6.2.3 VARIACIONES DEL NITROGENO-AMONIO

Las variaciones en el contenido de $N-NH_4^+$ de los suelos de las cinco zonas estudiadas son significativas (tabla 6.8) con una $F = 513.51$, lo mismo ocurre con las variaciones mensuales, $F = 20.13$ ($p < 0.01$ en ambos casos).

TABLA 6.8

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO-AMONIO

Fuente variación	g.l	M.S.	F	p<
Meses	11	173.4602	20.1303	0.01
Zonas	4	4424.8480	513.5103	0.01
Interacción	44	2.2571	0.2619	n.s

En la tabla de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.9) se puede apreciar como todas las diferencias son significativas con $p < 0.01$ excepto entre el matorral de alisos y árboles de alisos y entre el bosque y la chopera donde el grado de significación disminuye a $p < 0.05$. En el cuadro de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.10) apreciamos como la mayoría son diferencias no debidas al azar ($p < 0.01$ y $p < 0.05$) aunque algunas no son significativas.

TABLA 6.9

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-AMONIO DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	**	
CH	***	***		
MA	**			

*** $p < 0.01$ ** $p < 0.05$

TABLA 6.10

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-AMONIO

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	n.s	n.s	**	***	n.s	***	***	***	***	n.s
ABR	**	***	n.s	n.s	n.s	***	***	***	***	n.s	
MAR	***	***	**	n.s	n.s	***	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	***	n.s	**			
ENE	***	***	***	***	***	***	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	n.s	n.s	n.s	***	***						
OCT	***	***	n.s	n.s							
SEP	***	***	n.s								
AGO	n.s	**									
JUL	n.s										

*** $p < 0.01$ ** $p < 0.05$

n.s no significativa

En la tabla 6.1 y figura 6.4 se observa como los valores medios de N-NH_4^+ entre árboles y matorral de alisos son más parecidos, lo mismo ocurre entre los del bosque y la chopera, mientras que los valores más bajos los tiene la zona sin arbolado. Así podemos establecer que la secuencia de los niveles de N-NH_4^+ es:

árboles de aliso > matorral de aliso > bosque > chopera > zona sin arbolado

La diferencias entre esta última y las zonas arboladas no es tan considerable como en el caso del N-NO_3^- . Hay dos máximos, uno en octubre (otoño) y otro en marzo (primavera), mientras que los valores más bajos se obtienen en enero (invierno), lo que concuerda, en parte, con las observaciones de Pastor *et al.* (1984) que obtienen las tasas medias diarias de mineralización y nitrificación más altas en primavera y verano y muy bajas en otoño e invierno.

A. glutinosa regula eficazmente la densidad de los microorganismos del ciclo del nitrógeno, destacando la regularidad en el incremento de amonificantes (Delphin, 1986), lo que se puede traducir en una concentración de N-NH_4^+ mayor en los suelos que están bajo la influencia de alisos (Pozuelo, 1991; Llinares, 1993). En estos suelos, en los que no se usan fertilizantes nitrogenados, el nitrógeno disponible está en gran parte determinado por la mineralización del nitrógeno, es decir, la conversión microbiana del nitrógeno orgánico del suelo en amonio (Pastor *et al.*, 1984)

En el análisis de la varianza (tabla 6.8) las diferencias entre los valores de N-NH_4^+ de la interacción meses-zonas no son significativas, lo que indica que la variación temporal influye de la misma forma en cada zona.

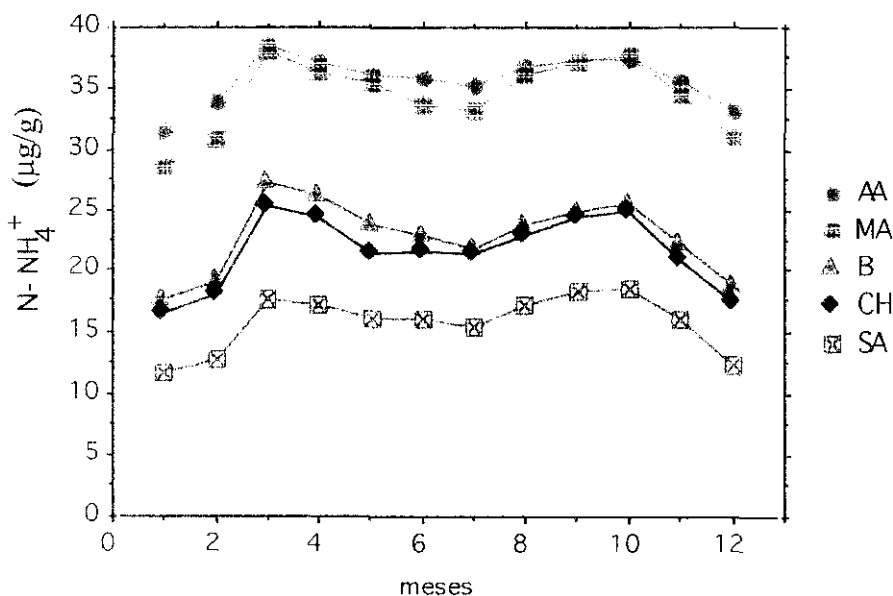


Figura 6.4. Variaciones del nitrógeno-amonio de los suelos

6.2.4 VARIACIONES DEL NITROGENO-NITRATO

El análisis de la varianza (tabla 6.11) pone de manifiesto que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los meses, $F = 60.51$, y entre las zonas, $F = 9045.47$, y, si observamos el cuadro de comparación entre sus medias (tabla 6.12) vemos como todas las diferencias son significativas ($p < 0.01$). No ocurre lo mismo con el cuadro de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.13) en el que, si bien la mayoría son diferencias significativas ($p < 0.01$, $p < 0.05$), algunas no lo son.

TABLA 6.11

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO-NITRATO

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	20.5237	60.5077	0.01
Zonas	4	3068.1570	9045.4690	0.01
Interacción	44	1.4869	4.3837	0.01

TABLA 6.12

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-NITRATO DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	***	
CH	***	***		
MA	***			

*** $p < 0.01$

En la tabla 6.1 y figura 6.5 vemos como la zona sin arbolado tiene muchísimo menos $N-NO_3^-$ en el suelo, posiblemente por el lixiviado, y como la chopera y el bosque superan a las zonas de alisos, lo que podría deberse a que *A. glutinosa* inhibe el desarrollo de los microorganismos nitrificantes (Pozuelo, 1991; Llinares, 1993). Así, podemos hacer una gradación del contenido de esta variable de manera que:

bosquete > chopera > árboles de aliso > matorral de aliso > zona sin arbolado

Los valores más bajos, igual que ocurría con el pH, se dan en invierno durante los meses de diciembre en los árboles de aliso y enero en las demás zonas, y los valores más altos, en el periodo de primavera-verano, lo que está de acuerdo con los resultados obtenidos por Pastor *et al.* (1984).

TABLA 6.13

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-NITRATO

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	***	***	***	***
ABR	***	***	***	n.s	n.s	***	***	***	***	n.s	
MAR	***	***	***	**	n.s	n.s	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	**	***	***			
ENE	***	***	***	***	***	***	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	***	***	***	***	***						
OCT	***	***	***	n.s							
SEP	***	***	n.s								
AGO	n.s	**									
JUL	n.s										

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

La zona sin arbolado es la menos fértil, con unos niveles de nitrato bajísimos, pues los suelos altamente productivos, con frecuencia, tienen altos potenciales de nitrificación (Vitousek *et al.*, 1982).

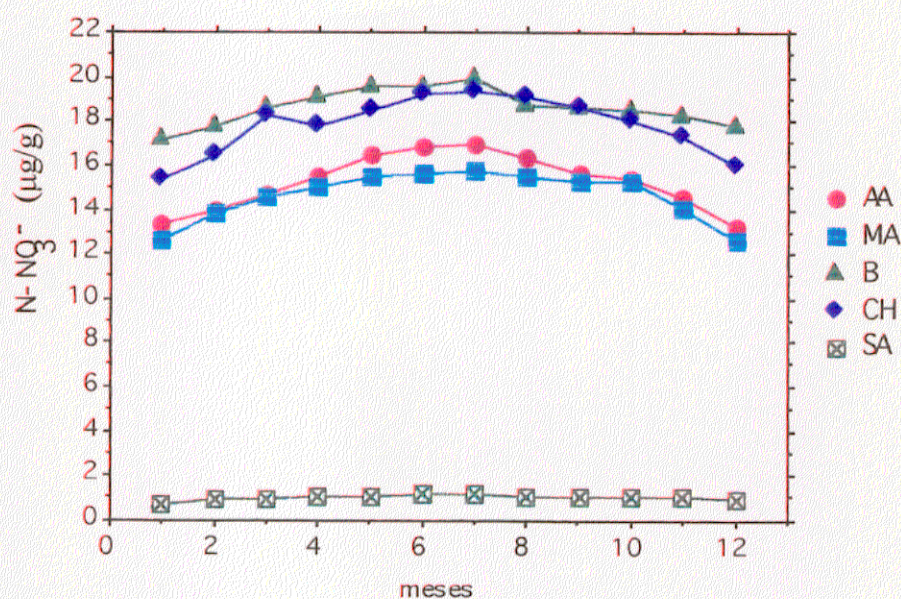


Figura 6.5. Variaciones del nitrógeno-nitrato de los suelos

En las zonas de alisos, hay épocas del año en que parte de los nitratos podrían perderse por desnitrificación, la cual ocurre cuando éstos se encuentran en suelos saturados de agua con una fuente disponible de energía, como puede ser el alto contenido de materia orgánica. Cuando el suministro de oxígeno no es adecuado para los requerimientos de los microorganismos aerobios, los microorganismos desnitrificantes utilizan el nitrato en vez del oxígeno como aceptores de hidrógeno y el gas dinitrógeno que es volátil se pierde en el proceso (Bremner y Shaw, 1958). Incluso cuando el suelo no está saturado de agua la desnitrificación puede ocurrir en microhabitats anaerobios como resultado de bajos potenciales de oxidación originados por la respiración de las raíces y la actividad microbiana (Wollum y Davey, 1975).

Los factores más importantes que controlan la nitrificación en suelos son el pH, el régimen de humedad, el suministro de oxígeno y la temperatura (Focht y Verstraete, 1977). Los suelos estudiados tienen el pH más alto que los niveles óptimos para que ocurra la nitrificación (6.1-7.5), pues a pH mayor de 7.5 se inhibe ligeramente (Sahrawat, 1982). La temperatura óptima es de 20°C (Malhi y McGill, 1982) que en nuestra zona se da principalmente en primavera.

El lixiviado o lavado del suelo es más importante en la zona sin arbolado y en las zonas de alisos por lo que el NO_3^- pasará a horizontes más profundos del suelo.

La nitrificación es un proceso acidificante (Reuss, 1976). El primer paso de la descomposición del nitrógeno orgánico produce ión amonio y, si el nitrato producido después es asimilado por las plantas, no resulta una acidificación neta. De esta manera, la acidificación (iones H^+) producida durante el proceso de nitrificación es equilibrada en parte por los H^+ consumidos en la amonificación y la parte restante por los OH^- excretados por las raíces para equilibrar la captación del NO_3^- . Por consiguiente deberíamos fijarnos en el balance $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ que, como puede observarse, es mayor en las alisedas que en las otras zonas arboladas, pues la absorción del nitrógeno mineral es diferente en las plantas fijadoras y no fijadoras.

En el análisis de la varianza (tabla 6.11) la interacción meses-zonas indica que existen diferencias significativas ($p < 0.01$, $F = 4.38$) por lo que la variación temporal influye de forma distinta en cada zona.

6.2.5 VARIACIONES DEL NITROGENO TOTAL

El análisis de la varianza (tabla 6.14) refleja las diferencias significativas ($p < 0.01$) entre el contenido de N total de las zonas, $F = 445.42$, y de los meses, $F = 29.81$. En el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.15) observamos como todas las diferencias son significativas ($p < 0.01$). Mientras que en la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.16) vemos como existen diferencias significativas ($p < 0.01$ y $p < 0.05$) y no significativas. Si nos fijamos en los meses consecutivos, no hay diferencias significativas entre septiembre-octubre, octubre-noviembre, noviembre-diciembre, enero-febrero, marzo-abril y abril-mayo. Los meses de agosto, septiembre, octubre, noviembre y diciembre tienen diferencias significativas ($p < 0.01$) con enero, febrero, marzo, abril, mayo, junio y julio.

TABLA 6.14

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO TOTAL

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	2.9420	29.8115	0.01
Zonas	4	43.9586	445.4228	0.01
Interacción	44	0.2661	2.6967	0.01

Los suelos de las alisedas son los que tienen valores medios mensuales más altos, característica que es común a suelos bajo la influencia de plantas fijadoras de nitrógeno. En concreto, los niveles de nitrógeno de los suelos de la aliseda arbórea superan los del matorral, lo que podría explicarse, en parte, por un mayor aporte de hojarasca y una mayor superficie de lavado de doseles y troncos por el agua de lluvia. Esta última entrada aporta cantidades significativas de nutrientes minerales a los suelos de los bosques en todo el mundo y un flujo de nutrientes concentrado y localizado que, aunque solo contribuye entre el 5 y el 20 % a la deposición de nutrientes por el agua de lluvia, es el mayor flujo mineral para el sustrato edáfico que se encuentra alrededor de los troncos (Parker, 1983).

TABLA 6.15

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	***	
CH	***	***		
MA	***			

*** p<0.01

TABLA 6.16

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	**	n.s	***	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s
ABR	n.s	n.s	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s	
MAR	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	**		
FEB	n.s	**	***	***	***	***	***	n.s			
ENE	n.s	***	***	***	***	***	***				
DIC	***	***	n.s	n.s	**	n.s					
NOV	***	***	***	n.s	n.s						
OCT	***	***	***	n.s							
SEP	***	***	**								
AGO	***	***									
JUL	**										

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

El bosque supera a la chopera en junio, julio, agosto, febrero, marzo, abril y mayo mientras que la chopera supera al bosque en los demás meses. Los niveles más bajos los tiene la zona sin arbolado. Podemos apreciar pues, un enriquecimiento del suelo en nitrógeno bajo los doseles de los árboles, enriquecimiento ya observado por otros autores. Así Kellman (1979) encuentra niveles de nitrógeno de dos a tres veces mayores en el suelo bajo árboles.

Como las demás variables edáficas, el N total sufre oscilaciones mensuales (figura 6.6) de manera que los valores más altos se dan en el otoño mientras que los más bajos aparecen en primavera y verano.

En el análisis de la varianza (tabla 6.14) las diferencias entre los valores de la interacción meses-zonas son significativas ($p < 0.01$), $F = 2.70$, lo que indica que la variación temporal influye de forma distinta en cada zona.

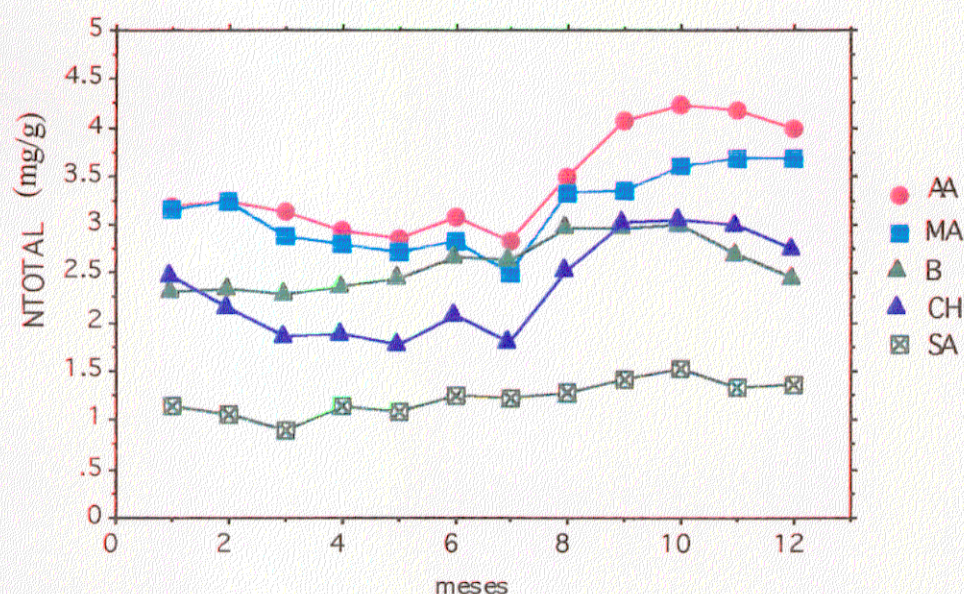


Figura 6.6. Variaciones del nitrógeno total de los suelos

6.2.6 VARIACIONES DEL CARBONO ORGANICO

Al igual que ocurre con otras variables edáficas, los porcentajes medios de carbono orgánico más elevados están en los suelos de las alisedas (tabla 6.1). La secuencia de concentración de carbono es la siguiente:

Arboles de aliso > matorral de aliso > bosque > chopera > zona sin arbolado

En la figura 6.7 se observa que en los árboles de alisos hay un mínimo en julio, luego aparece una subida más pronunciada que en las otras muestras hasta diciembre, cuando se alcanza el máximo, para luego volver a disminuir. En el matorral, las oscilaciones son más suaves, estando los porcentajes medios siempre en torno al 3 % con mínimo en julio. Luego va subiendo sucesivamente en los meses siguientes hasta el mes de diciembre en que se alcanza el máximo y después disminuye. La pauta que siguen la chopera y el bosque es análoga, si bien los niveles de carbono son mayores en el bosque en el que hay una subida suave y progresiva hasta alcanzar el valor máximo en enero. Luego disminuye más bruscamente alcanzando el mínimo en marzo. En la chopera ocurre algo semejante aunque el máximo es en febrero y el mínimo en julio y agosto. En la zona sin arbolado los niveles están comprendidos entre el 1 y 2% con mínimo en mayo y máximo en enero.

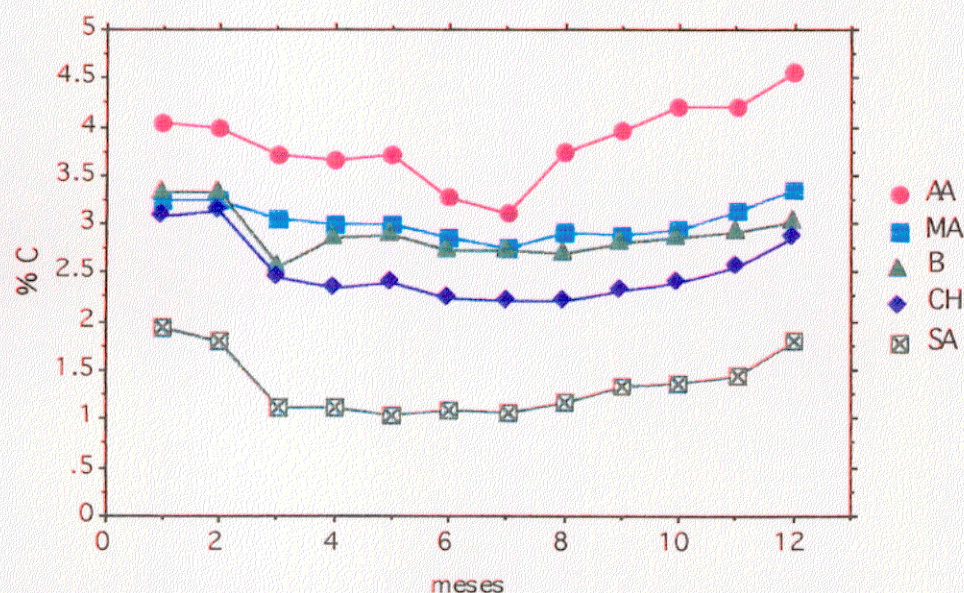


Figura 6.7. Variaciones del carbono orgánico de los suelos

El análisis de la varianza (tabla 6.17) indica que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre las zonas, $F = 334.47$, y entre los meses, $F = 12.13$.

TABLA 6.17

ANÁLISIS DE LA VARIANZA DEL CARBONO ORGÁNICO

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	1.7837	12.1332	0.01
Zonas	4	49.1717	334.4690	0.01
Interacción	44	0.1473	1.0025	n.s

Si analizamos el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.18) vemos como todas las diferencias son significativas ($p < 0.01$) excepto entre el matorral de alisos y el bosque. Por otro lado, en la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.19) apreciamos diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los meses del invierno con los de las demás estaciones, primavera, verano y otoño.

De nuestras observaciones se deduce que los alisos hacen incrementar la materia orgánica del suelo (Tarrant y Trappe, 1971) más que otros árboles del mismo entorno con respecto a la zona sin árboles y que puede estar relacionado con un mayor aporte de hojarasca y aumento de la microflora edáfica.

TABLA 6.18

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL CARBONO ORGANICO DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	n.s	***	
CH	***	***		
MA	***			

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

TABLA 6.19

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL CARBONO ORGANICO

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	**	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	n.s	n.s
ABR	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	n.s	
MAR	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s			
ENE	***	***	***	***	***	**	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	**					
NOV	***	***	***	n.s	n.s						
OCT	***	***	n.s	n.s							
SEP	n.s	**	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

*** $p < 0.01$

** $p < 0.05$

n.s no significativa

En el análisis de la varianza (tabla 6.17) las diferencias entre los valores de la interacción meses-zonas no son significativas, $F = 1.00$, lo que indica que la variación temporal influye de la misma manera en cada zona.

6.2.7 VARIACIONES DE LA RELACION C/N

Las variaciones de la relación C/N (tabla 6.20) tanto entre los distintos suelos, $F = 6.06$, como entre los distintos meses del año, $F = 13.57$, son significativas ($p < 0.01$).

TABLA 6.20
ANALISIS DE LA VARIANZA DE LA RELACION C/N

Fuente variación	g.l	M.S.	F	p<
Meses	11	71.7581	13.5696	0.01
Zonas	4	32.0341	6.0577	0.01
Interacción	44	11.5191	2.1783	0.01

Si observamos ahora el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.21), vemos como las diferencias significativas ($p < 0.01$) se observan solamente entre el matorral de aliso y las demás zonas. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.22) apreciamos como existen diferencias significativas ($p < 0.01$ y $p < 0.05$) y no significativas. La mayoría de las diferencias se establecen entre los meses de agosto (verano), septiembre, octubre y noviembre (otoño) con los meses de diciembre, enero, febrero (invierno), marzo, abril y mayo (primavera).

TABLA 6.21
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DE C/N DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	n.s	***	n.s	n.s
B	n.s	***	n.s	
CH	n.s	***		
MA	***			

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

Como podemos apreciar en la tabla 6.1 y figura 6.8 la relación C/N en el suelo del matorral oscila entre 8.0 y 11.0 mientras que en los árboles de aliso, entre 9.8 y 13.0, siendo en estas zonas donde la oscilación es menor. El bosque y la chopera tienen un mínimo en agosto y septiembre y un máximo en enero y febrero, respectivamente. En la zona sin arbolado, el mínimo es en junio y el máximo en febrero.

Hay una estrecha relación entre el N total y el carbono orgánico (Unamba-Oparah, 1982). Por otro lado, relaciones C/N bajas indican, generalmente, poblaciones microbianas con mayor número de individuos y mineralización más rápida, mientras que relaciones C/N altas sugieren una tasa de mineralización más baja y un contenido mayor de restos orgánicos poco alterados (Ahn, 1970).

En el análisis de la varianza (tabla 6.20) las diferencias entre los valores de C/N de la interacción meses-zonas son significativas ($p < 0.01$), $F = 2.18$, lo que indica una variación temporal diferente sobre cada una de las zonas.

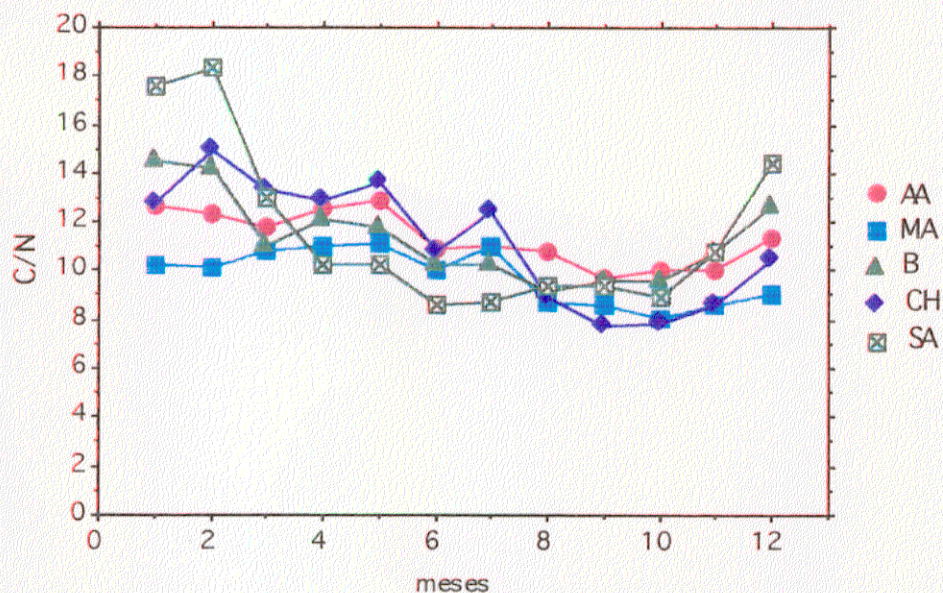


Figura 6.8. Variaciones de la relación C/N de los suelos

TABLA 6.22

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DE C/N

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	**	n.s	***	***	***	***	n.s	**	***	n.s	n.s
ABR	**	n.s	***	***	***	***	n.s	***	***	n.s	
MAR	***	n.s	***	***	***	***	n.s	**	***		
FEB	***	***	***	***	***	***	***	n.s			
ENE	***	***	***	***	***	***	***				
DIC	**	n.s	***	***	***	***					
NOV	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s						
OCT	n.s	***	n.s	n.s							
SEP	n.s	**	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

*** p<0.01

** p<0.05

n.s no significativa

6.2.8 VARIACIONES DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS

En todos los casos existen dos máximos anuales, uno en primavera, coincidiendo con el mes de mayo en el suelo de los árboles de aliso, bosqueque, chopera y zona sin arbolado y el mes de junio en el matorral de aliso, y otro en otoño coincidiendo en todos los casos con las muestras recogidas en el mes de octubre (tabla 6.1 y figura 6.9)

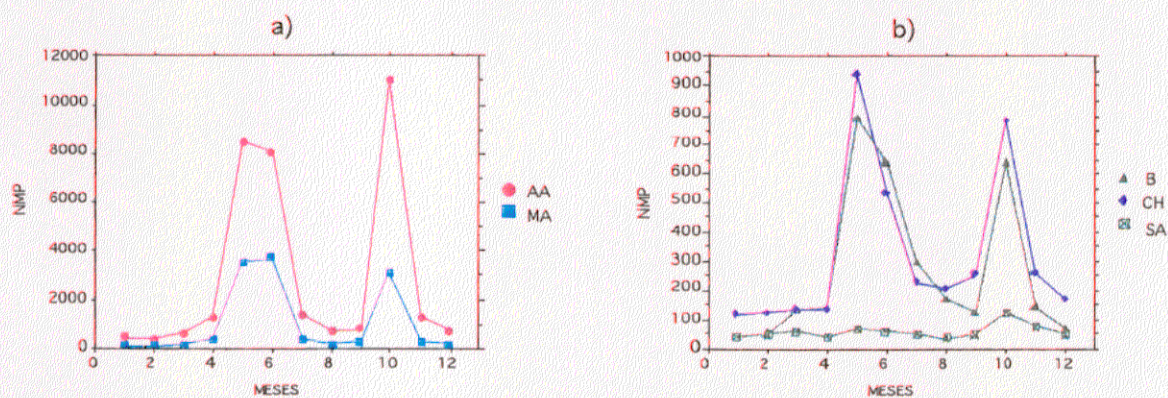


Figura 6.9. Variaciones del NMP de microorganismos diazotróficos aerobios edáficos. a) alisedas b) bosqueque, chopera y zona sin arbolado.

El análisis de la varianza (tabla 6.23) indica que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre las zonas, $F = 38.68$, y entre los meses del año $F = 15.49$. El NMP de microorganismos de las alisedas es mayor que el de las otras zonas y en los suelos con alisos arbóreos abundan más que en los de matorral.

TABLA 6.23

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	3.4046E+07	15.4910	0.01
Zonas	4	8.5014E+07	38.6813	0.01
Interacción	44	1.3065E+07	5.9448	0.01

En el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.24) se observan diferencias significativas ($p < 0.01$) entre el NMP de microorganismos de cada una de las alisedas y el de los demás suelos, mientras que no existen tales diferencias entre las otras zonas. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.25) vemos como existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los meses de mayo, junio y octubre y todos los demás, pero no entre los tres meses citados anteriormente.

TABLA 6.24

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	n.s	n.s
B	***	***	n.s	
CH	***	***		
MA	***			

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

TABLA 6.25

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	***	***	***	n.s	***	***	***	***	***	***
ABR	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	
MAR	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s		
FEB	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s			
ENE	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s				
DIC	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s					
NOV	***	n.s	n.s	n.s	***						
OCT	n.s	***	***	***							
SEP	***	n.s	n.s								
AGO	***	n.s									
JUL	***										

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

En el análisis de la varianza (tabla 6.23) la interacción entre los dos factores de variación indica diferencias no debidas al azar ($p < 0.01$), $F = 5.94$. Por lo tanto hay una influencia temporal diferente sobre cada zona.

6.2.9 VARIACIONES DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANAEROBIOS

En general, estos microorganismos son más abundantes que los diazotróficos aerobios. Unicamente en el suelo de la chopera hay meses que éstos los superan (tabla 6.1). También se observan dos máximos anuales (figura 6.10), uno en primavera, coincidiendo con el mes de mayo en todos los suelos, y otro en otoño en el mes de octubre. La densidad de microorganismos diazotróficos anaerobios es mayor en las alisedas que en las demás zonas, y en concreto en los suelos con alisos arbóreos abundan más que en los de matorral. Por otro lado, el número de microorganismos en el suelo del bosque supera, en la mayoría de los muestreos, al de la chopera, lo contrario que ocurría con los microorganismos diazotróficos aerobios.

Las variaciones entre las distintas zonas (tabla 6.26) son significativas con una $F = 9.40$, lo mismo ocurre con las variaciones mensuales que tienen una $F = 3.84$ y una $p < 0.01$ en ambos casos.

TABLA 6.26

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANAEROBIOS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	6.6463E+09	3.8426	0.01
Zonas	4	1.6250E+10	9.3956	0.01
Interacción	44	5.5784E+09	3.2252	0.01

El cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.27) indica que solo existen diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los árboles de aliso y las demás zonas. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.28) apreciamos como solo hay diferencias significativas al 99 % entre el mes de mayo y todos los demás, excepto con el mes de octubre en el que el grado de significación es menor ($p < 0.05$).

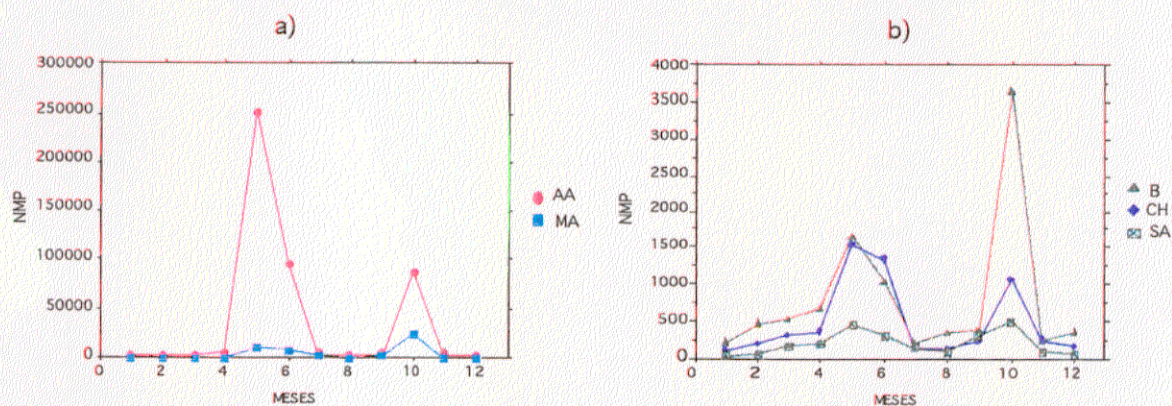


Figura 6.10. Variaciones del NMP de microorganismos diazotróficos anaerobios edáficos. a) alisedas b) bosque, chopera y zona sin arbolado

TABLA 6.27

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANEROBIOS DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	n.s	n.s	n.s
B	***	n.s	n.s	
CH	***	n.s		
MA	***			

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

La interacción meses-zonas aparece significativa, $p < 0.01$, $F = 3.22$, (tabla 6.26), lo que indica que la variación temporal influye de forma diferente sobre cada zona.

TABLA 6.28

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANAEROBIOS

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	***
ABR	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	
MAR	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s		
FEB	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s			
ENE	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s				
DIC	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s					
NOV	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s						
OCT	n.s	n.s	n.s	n.s							
SEP	n.s	n.s	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

*** $p < 0.01$

n.s no significativa

6.2.10 VARIACIONES DEL ARA

El análisis de la varianza (tabla 6.29) nos indica que existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las zonas, $F = 2.50$, y entre los meses, $F = 2.04$, pero si observamos el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.30) apreciamos como solo existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el ARA del suelo de la chopera con el del matorral de aliso y con el del bosque mixto. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.31) observamos como las diferencias significativas ($p < 0.05$) se establecen entre el mes de octubre y todos los demás excepto con enero, febrero y noviembre, y entre el mes de enero y los meses de mayo, junio, julio, agosto y diciembre.

TABLA 6.29
ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	7.0562	2.0362	0.05
Zonas	4	8.6552	2.4976	0.05
Interacción	44	7.5910	2.1905	0.01

TABLA 6.30
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL ARA DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	n.s	n.s	n.s	n.s
B	n.s	n.s	**	
CH	n.s	**		
MA	n.s			

** p<0.05

n.s no significativa

TABLA 6.31
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL ARA

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s
ABR	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	
MAR	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s		
FEB	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s			
ENE	**	**	**	n.s	n.s	n.s	**				
DIC	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s					
NOV	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s						
OCT	**	**	**	**							
SEP	n.s	n.s	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

** p<0.05

n.s no significativa

La fijación libre en las dos alisedas tiene grandes oscilaciones anuales (tabla 6.1 y figura 6.11). Así en los árboles hay dos máximos, uno en octubre y otro en marzo, y en el matorral hay tres, en octubre, enero y abril. En el bosque aparecen dos máximos claros, uno en noviembre y otro en febrero, lo que no ocurre en la chopera que tiene niveles bastante homogéneos a lo largo del año con fijación libre nula en febrero y la media anual mínima de todas las zonas.

La baja actividad nitrogenásica en el suelo y la gran proporción de muestras con actividad insignificante, está de acuerdo con las observaciones de otros autores (Vance *et al.*, 1983; Maggs y Hewett, 1986; Oliver y Bermúdez de Castro, 1996).

La humedad parece que controla la actividad nitrogenásica. Así Grove *et al.* (1980) observaron que en la descomposición de restos de eucalipto, el ARA aumentó más rápidamente en muestras con contenidos de humedad entre el 50 - 100 %, Maggs y Hewett (1986), en una plantación de *Pinus elliottii*, encontraron lo mismo para contenidos de humedad entre el 80 y 170 %, y Baker y Attiwill (1984) en el Sur de Australia, encuentran que la fijación de nitrógeno puede estar limitada, durante el verano, por contenidos bajos de humedad y durante el invierno por bajas temperaturas aunque el contenido de humedad del suelo del bosque sea alto. En nuestro estudio los contenidos de humedad no son tan altos como en los estudios anteriormente citados y a pesar de las bajas temperaturas del invierno hay valores de ARA significativos en el matorral de aliso, bosque mixto y zona sin arbolado, si bien en esta última el contenido de humedad durante todo el año es muy bajo.

Nioh (1980) y Silvester (1978) observaron que la fijación máxima ocurría en capas de suelo con tasas bajas de mineralización y concentración de iones amonio. En nuestro caso el suelo sin arbolado es el que tiene menor concentración de amonio, siendo en el mes de enero cuando ésta es mínima y se da la mayor actividad reductora de acetileno.

En el análisis de la varianza (tabla 6.29) las diferencias entre los valores de ARA de la interacción meses-zonas aparecen significativas ($p < 0.01$), $F = 2.19$, lo que indica que la variación temporal influye de forma diferente sobre cada zona.

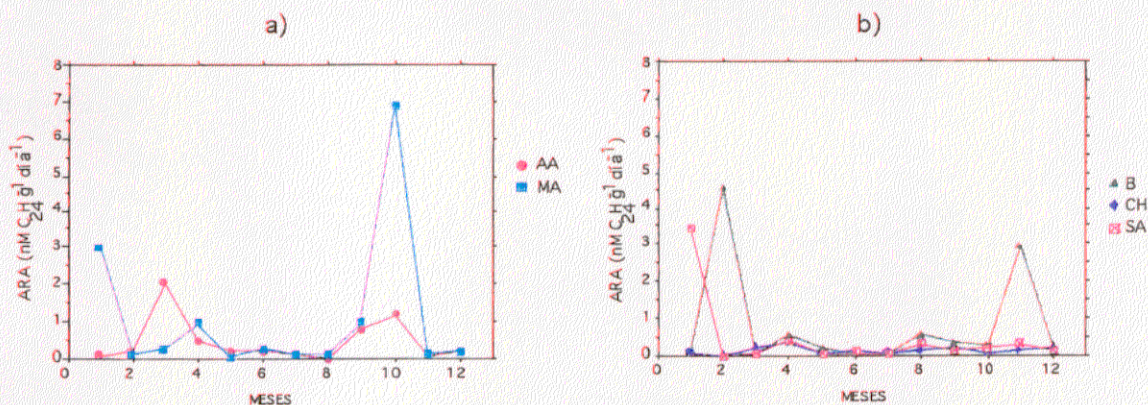
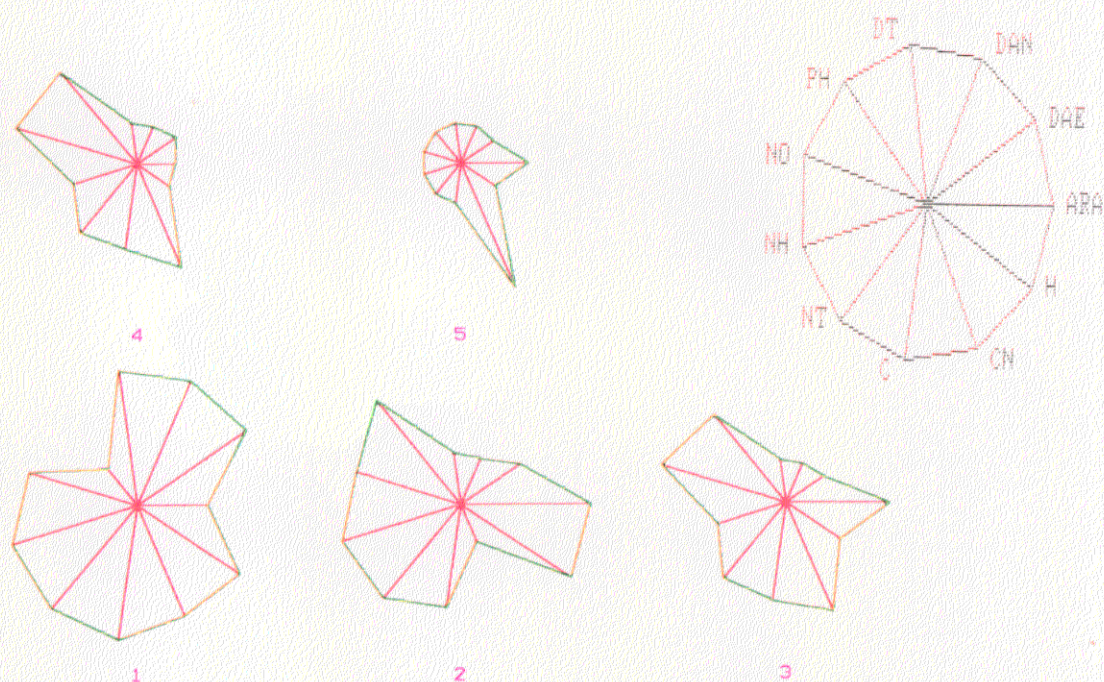


Figura 6.11. Variaciones del ARA en los suelos. a) alisedas b) bosque, chopera y zona sin arbolado

6.4 FLUCTUACIONES DE LAS VARIABLES EDAFICAS

Para ver globalmente las modificaciones inducidas por la vegetación en las variables edáficas analizadas, se realizaron unas gráficas en las que cada eje represente una variable. En la figura 6.12 se observa claramente la fluctuación espacial de las variables edáficas y cómo los valores medios anuales de estas variables son mayores en las zonas arboladas, salvo en el caso del ARA, relación C/N y humedad.



(DAE=NMP diazotróficos aerobios; DAN=NMP diazotróficos anaerobios; DT=NMP diazotróficos aerobios + anaerobios; PH=pH; NO=nitrógeno nitrato; NH=nitrógeno amonio; NT=nitrógeno total; C=carbono orgánico; CN=relación C/N; H=humedad; ARA=actividad reductora de acetileno).

Figura 6.12. Fluctuación anual de las variables edáficas en las cinco zonas estudiadas. 1 ARBOLES DE ALISO, 2 MATORRAL DE ALISO, 3 BOSQUETE MIXTO, 4 CHOPERA y 5 ZONA SIN ARBOLADO

7

DISCUSION

La aliseda de Humanes, donde se ha realizado el estudio que se presenta aquí, por su situación, composición florística, condiciones climáticas y características edáficas, se debe encuadrar en las alamedas-alisedas mediterráneas que indica Aramburu (1989). Por ello, los resultados obtenidos en este bosque ripario solo se pueden extrapolar a formaciones arbóreas de características similares de entorno. El clima, acidez y concentración de nutrientes en el suelo y cantidad y composición química de los desfrondes que presentan las alisedas eutróficas, oligotróficas y acidófilas de la Hispania húmeda son muy diferentes, lo que induce a pensar que las velocidades de fijación de nitrógeno y reciclado de nutrientes y la intensidad con que modifican las propiedades edáficas, también lo sean, aunque la pauta general del ciclo del nitrógeno y la influencia sobre el suelo sean parecidas.

Hay que considerar, también, que no estamos ante masas forestales puras de alisos, sino ante pequeñas manchas que alternan con bosques mixtos o están incluidas en ellos y que la dinámica del nitrógeno varía en función de los árboles diferentes que forman el monte. Así, se observa como en ciertas plantaciones mixtas, los árboles crecen más y aumenta la producción con respecto a masas puras, porque algunas especies nodriza crean microclimas más adecuados para el crecimiento que modifican el flujo de nutrientes (Chapman *et al.*, 1988). Este efecto no ocurre solamente por aumento de la producción causado por la disponibilidad del nitrógeno excedente de las plantas que lo fijan desde la atmósfera, hecho observado en numerosas ocasiones (véase, entre otros, Söderlung y Svensson, 1976; Bermúdez de Castro, 1981; Montoya, 1982), sino también en ausencia de fijación de nitrógeno, como se ha demostrado en mezclas de abeto y alerce (Carlyle y Malcolm, 1986, a, b).

Si tenemos en cuenta que el efecto del agua y de los nutrientes sobre el crecimiento de la planta está modulado a través del transporte que se establece en el continuo suelo-planta-atmósfera, cualquier alteración de uno de estos niveles va a modificar el proceso conjunto. Aunque la influencia de los nutrientes se da en primer lugar a nivel edáfico, las plantas, al extraer agua y nutrientes, alteran el entorno de las raíces y de la flora y fauna que constituyen la comunidad biológica del suelo. Por ello, influyen más en la función del ecosistema que las características físicas y químicas edáficas (Grove *et al.*, 1988).

Las experiencias efectuadas por Chapman *et al.* (1988) comparando la producción de madera de plantaciones puras y mezclas de dos especies con *Alnus glutinosa*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* y *Quercus petrae* han proporcionado resultados dispares. Así, la disponibilidad de nutrientes y el crecimiento de los árboles son mayores en las mezclas de abeto-pino que en los cultivos monoespecíficos y menores en abeto-aliso y abeto-roble; se incrementa la velocidad de movilización de nutrientes en abeto-pino y decrece en abeto-aliso y abeto-roble. Estos resultados se intentan explicar por los cambios introducidos en las tasas de descomposición y liberación de nutrientes cuando se mezclan hojarascas de calidad diferente y la modificación de

las relaciones establecidas entre los invertebrados y microorganismos de las hojarascas, que hace cambiar la dinámica de los nutrientes.

Si consideramos, además, el papel que desempeñan *Adenocarpus decorticans*, leguminosa arbustiva activa fijadora de nitrógeno, y *Cistus laurifolius* en la colonización y flujo de nitrógeno en la Sierra de los Filabres (Almería), diferentes a las que habitualmente se atribuyen a leguminosas y jaras (Moro *et al.*, 1994), debemos ser muy prudentes al interpretar datos de campo sobre interacciones plantas-microorganismos-suelo y sobre la función de las plantas fijadoras de nitrógeno en los lugares donde crecen.

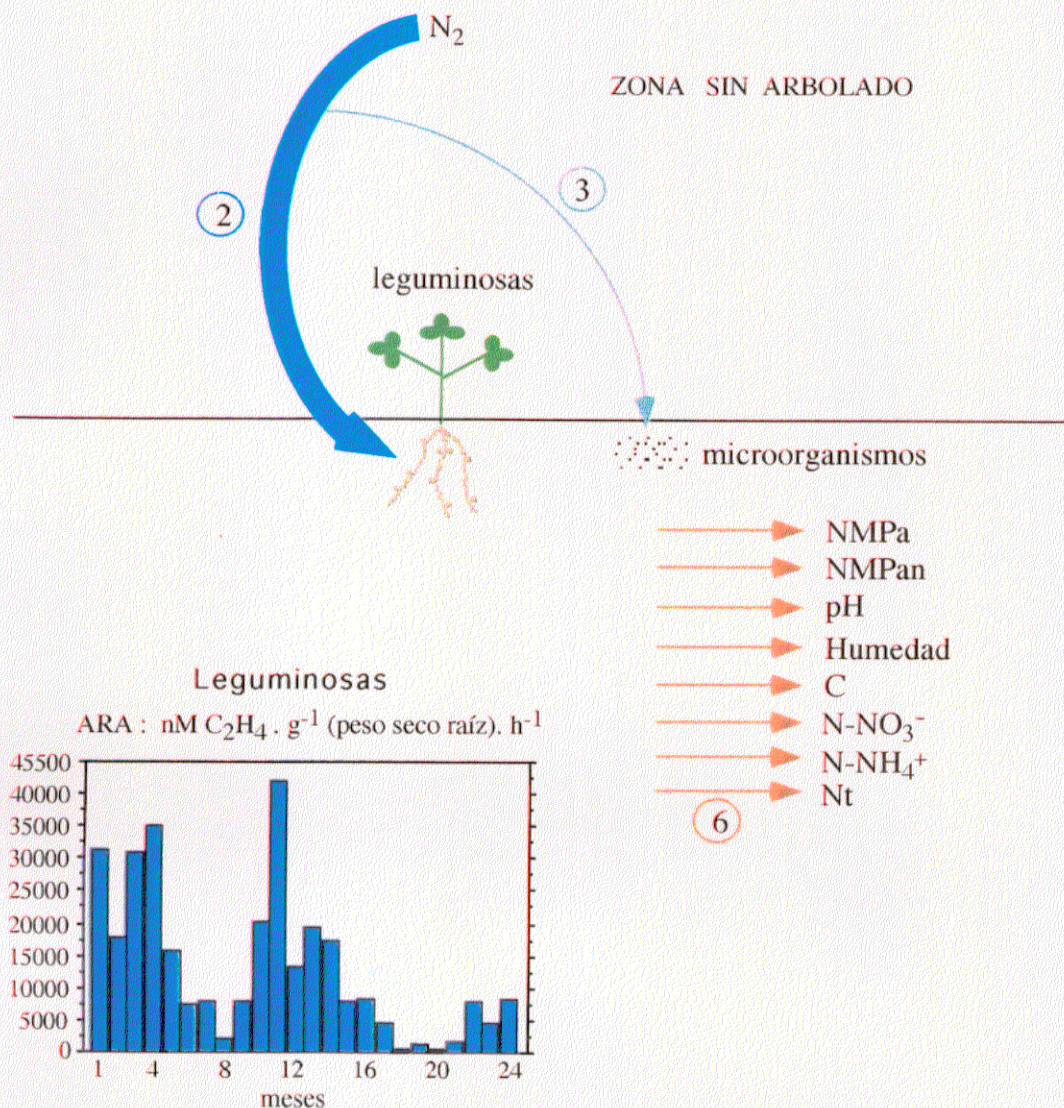
Como en los capítulos 4, 5 y 6 ya se han discutido los resultados obtenidos para ARA, degradación de la hojarasca e incidencia del arbolado sobre el suelo, vamos ahora a intentar la comparación de las zonas en las que se ha dividido el área estudiada: aliseda arbórea, aliseda arbustiva, chopera, bosque mixto y zona desarbolada y que el análisis de componentes principales reúne en tres: aliseda, chopera-bosque mixto y zona sin arbolado, en función de las modificaciones que la vegetación produce en el suelo (capítulo 6). Esta agrupación es compatible con las diferencias que detectan los análisis de varianza y comparación de medias en algunas de las variables estudiadas.

La figura 7.1 resume los resultados más relevantes de esta Tesis y evidencia como las alteraciones edáficas son mayores en las zonas arboladas y más importantes en la aliseda que en el bosque mixto y chopera, a causa de los aportes de necromasa mayores a través del desfronde de las leñosas y, en el caso de la aliseda, por la concentración elevada de nutrientes, especialmente compuestos nitrogenados, en la hoja del aliso, como consecuencia de la fijación de nitrógeno (Silvester, 1977), de la fluctuación estacional de nutrientes en las hojas (Rodríguez-Barrueco *et al.*, 1984) y de la traslocación de nutrientes hacia el tallo antes de la caída de las hojas (Escarré *et al.*, 1984). La degradación de las respectivas hojarascas va a permitir incrementar más los niveles de carbono y nitrógeno en el suelo de la aliseda. A este efecto enriquecedor de nutrientes edáficos hay que añadir el que proviene del lavado de las partes aéreas por la lluvia, también acrecentado en las alisedas y el que deriva de la necrosis nodular y de las excretas radicales (Bollen y Lu, 1968).

Destaca la degradación rápida de las hojarascas de los árboles. A los 14 meses de enterramiento la masa remanente oscila entre 0.71% y 11.43%. Esta velocidad de descomposición tiene un aspecto positivo como es el incremento notable de los nutrientes del suelo en un tiempo relativamente corto, que conlleva modificaciones rápidas en las características físicas, químicas y biológicas del suelo. También implica aspectos negativos. Si a este reciclado rápido no le sigue actividad de la microflora edáfica y absorción radical adecuadas, mejora del efecto rizosfera, e incremento de la capacidad de cambio del suelo, pueden aparecer concentraciones excesivas de iones que van a sufrir un lavado vertical por lluvias ocasionales y se pierdan para el ecosistema. Esta situación se agrava cerca del río, en los suelos con nivel freático alto en los que predomina el lavado horizontal hacia el cauce.

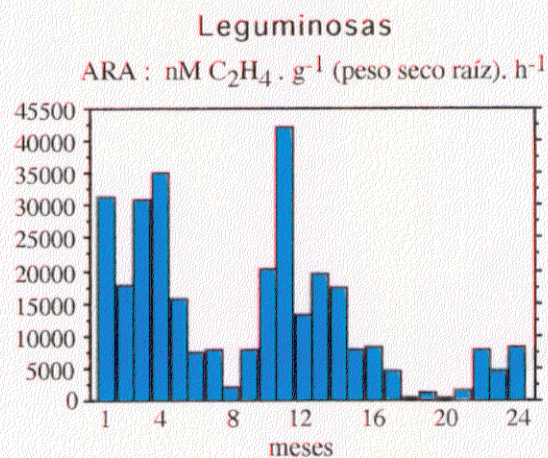
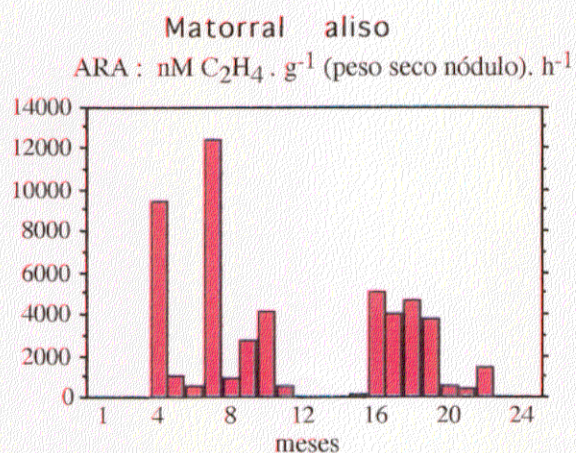
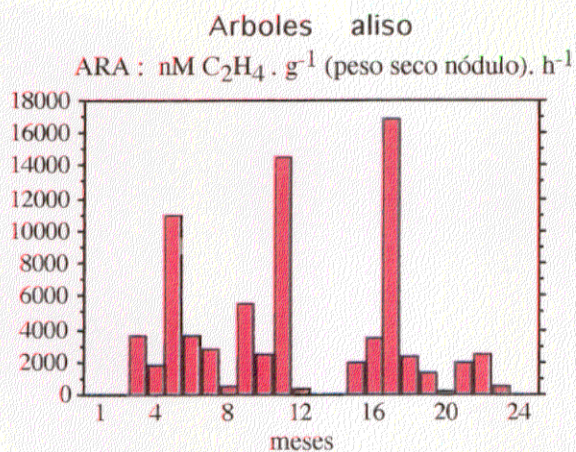
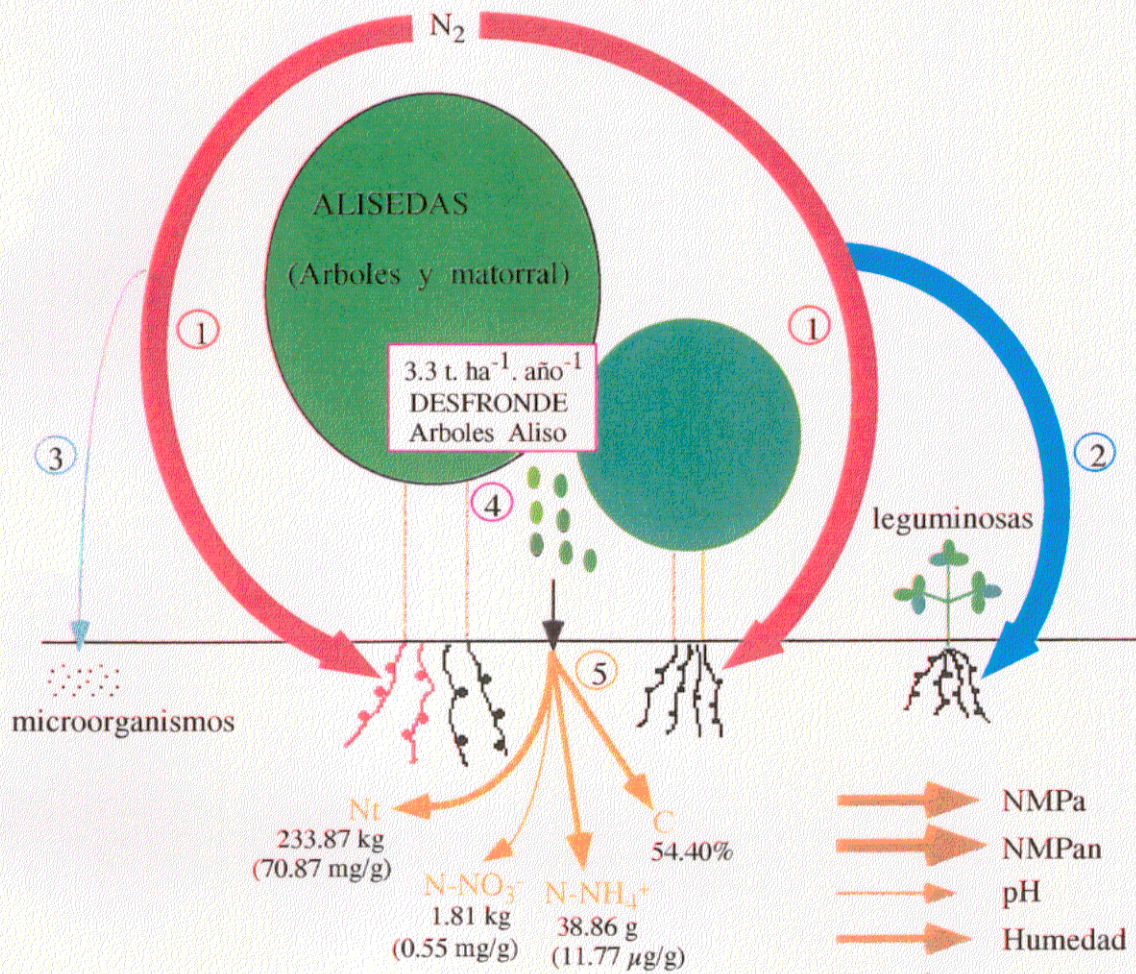
Nuestros resultados confirman también, de manera indirecta, la incidencia de la fenología del aliso sobre las entradas de nutrientes al suelo que apuntaban Schmitz *et al.* (1983) en los estudios que realizaron en esta misma zona y la variabilidad de los modelos de fluctuación circadiana del ARA, distintos según las especies que se estudien y las condiciones del entorno en el que se desarrollan, como se confirma al comparar las gráficas obtenidas por Bermúdez de Castro y Schmitz (1981) en la aliseda donde se realizó esta Tesis, Moro *et al.* (1992) en *A. decorticans* y Bermúdez de Castro *et al.* (1990) en arbustos de *Elaeagnus angustifolia* en Valdemoro (Madrid), en los que habían encontrado una nodulación buena (Schmitz *et al.*, 1990).

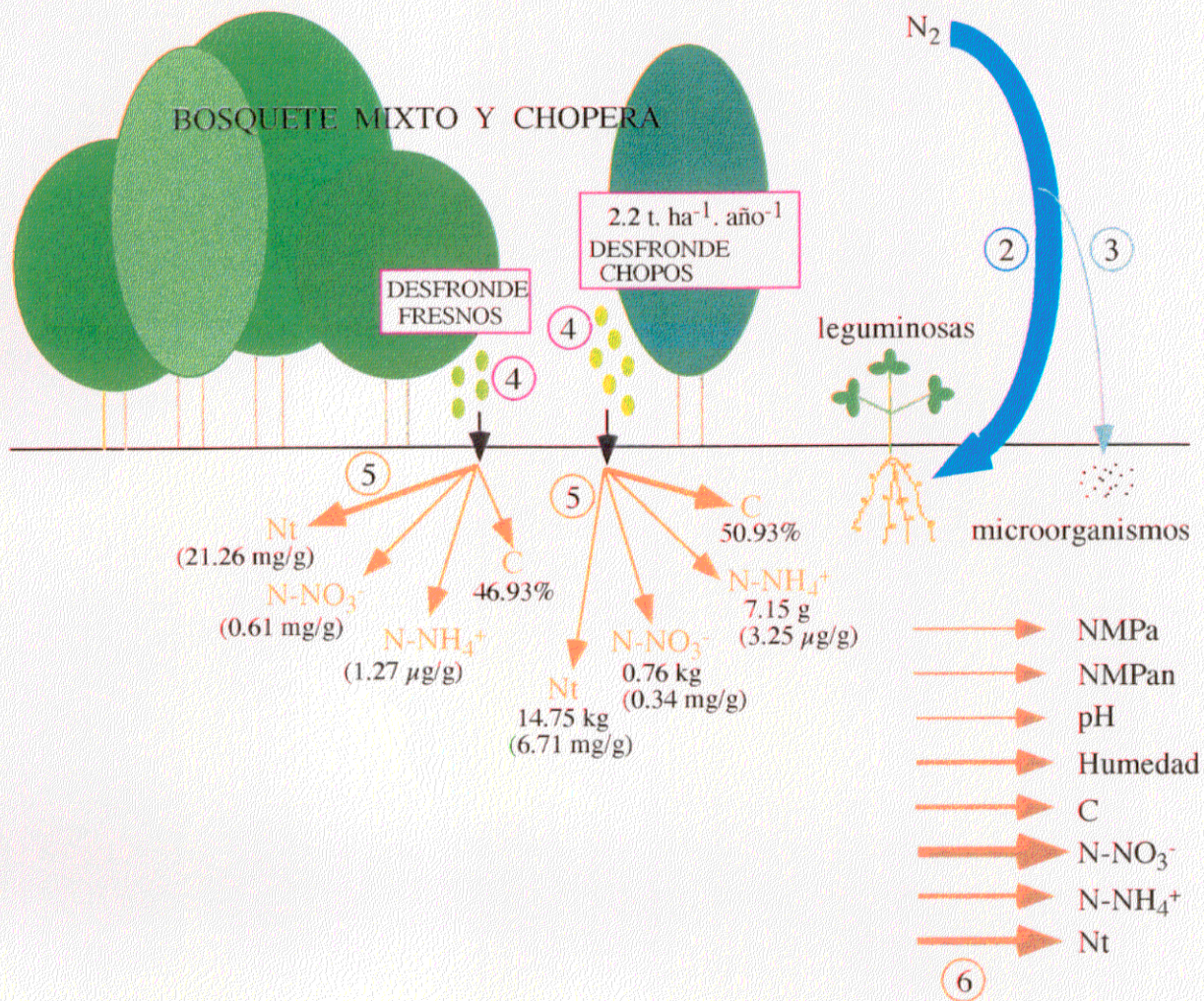
Conviene recalcar la influencia de las leguminosas herbáceas como agentes activos de las entradas de nitrógeno. Los valores globales de ARA obtenidos a lo largo del año son



- 1 Fijación de nitrógeno alisos (ARA)
- 2 Fijación de nitrógeno leguminosas (ARA)
- 3 Fijación libre de nitrógeno (ARA)
- 4 Desfronde
- 5 Entradas por la hojarasca de: N total, N-NO_3^- , N-NH_4^+ , C. Los valores indicados se refieren a la hojarasca inicial, es decir, antes de enterrarse y empezar el estudio de la degradación.
- 6 Influencia en el suelo: NMPa, NMPan, pH, humedad, C, N-NO_3^- , N-NH_4^+ y N total. (a = microorganismos fijadores de nitrógeno aerobios, an = microorganismos fijadores de nitrógeno anaerobios).

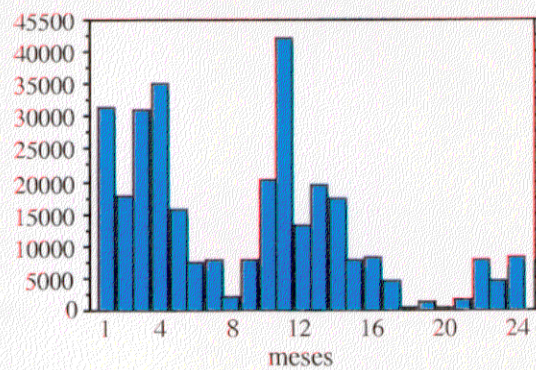
Figura 7.1. Reciclado del nitrógeno y ARA en la aliseda, bosque mixto y zona desarbolada de Humanes (Guadalajara).





Leguminosas

ARA : nM C₂H₄ · g⁻¹ (peso seco raíz). h⁻¹



importantes e incluso muy elevados en algunos meses de otoño e invierno, por la rotación anual de especies. Valores medios altos de actividad reductora de acetileno en leguminosas espontáneas de pastos cercanos a Madrid encuentran también Monsalve *et al.* (1988), Oliver (1990) y Schmitz (1990). En todos los casos habría que relacionarlos con factores bióticos como biomasa, densidad, vigor, fotosíntesis y herbivorismo, a los que responden de manera diferente cada leguminosa (Bermúdez de Castro *et al.*, 1988; Almazán *et al.*, 1993).

Aunque el ARA sea un método indirecto de evaluar la fijación de nitrógeno muy discutido actualmente, con detractores como Minchin *et al.* (1983, 1986 y 1994) y defensores como Vessey (1994), en algunos casos, cuando se trata de detectar actividad nitrogenásica en cepas microbianas (Igual, 1996) o en el suelo (Minchin, comunicación personal a miembros de nuestro equipo de investigación) es válido. Con todas sus limitaciones, es el único método factible de realizar habitualmente en el campo, ya que el empleo de isótopos de nitrógeno, por su coste y las condiciones exigidas para la obtención de N^{15} queda restringido a casos muy concretos.

El muestreo realizado, al reunir en una sola muestra el conjunto de leguminosas de todas las zonas, no permite compararlas entre sí. Sin embargo, nos pareció oportuno incluir el histograma de fluctuación del ARA en los tres diagramas de la figura 7.1 para resaltar la función de estas plantas en las entradas de nitrógeno.

El comportamiento diferente reflejado por el ARA entre alisos y leguminosas podría tener una explicación en que la población microbiana es mayor en la aliseda. Tanto los microorganismos como las plantas compiten por el mismo sustrato, el nitrógeno, saliendo favorecidos los primeros por lo que los alisos tiene que fijar nitrógeno atmosférico para cubrir sus necesidades. Mientras que en el caso de las leguminosas, al ser pequeña la población microbiana, la competencia es menor, sale favorecida la planta y en el segundo año es más rentable captar el nitrógeno del suelo. En cuanto a las diferencias en las fluctuaciones mensuales entre los dos años en las leguminosas puede ser debido a la variación de la composición cuantitativa de especies y a su fenología.

La fijación libre de las tres zonas es poco importante en valor absoluto, como encuentran también otros investigadores (Stein y Delwiche, 1970; Reuss, 1971; Vlasak *et al.*, 1973; Clark *et al.*, 1980; Bermúdez de Castro, 1981). Sin embargo, en lugares donde las otras fuentes de nitrógeno escasean adquieren gran realce (Oliver y Bermúdez de Castro, 1996). Creemos que debe ser tenida en cuenta al hacer balances de nitrógeno en el campo, también en lugares con vegetación abundante, ya que el carbono que suministran las plantas por efecto rizosfera y por la descomposición de la hojarasca favorece la actividad de los microorganismos heterótrofos fijadores libres de nitrógeno. Este efecto estimulador habrá que matizarlo con la incidencia negativa de relaciones C/N altas (Brill, 1978).

Las fluctuaciones observadas entre zonas y según la variación de las condiciones ambientales (Jenkinson, 1971; Frogatt, 1973) se puede explicar parcialmente por los cambios de pH que afectan a *Azotobacter* (Granhall, 1981) y, en general, a los fijadores libres (Evans *et al.* 1980; Francis, 1982) y a la posible presencia de cepas de *Bacillus* fijadoras facultativas (Line y Loutit, 1971) y de *Pseudomonas*, *Lignobacter* y *Azotobacter* que fijan nitrógeno en ambientes microaerófilos descomponiendo compuestos fenólicos sencillos que proceden de la descomposición de la hojarasca (Hardisson *et al.*, 1969; Chan, 1986).

Las tres zonas exhiben pautas parecidas de posibles entradas de nitrógeno por esta vía, aunque la magnitud de la entrada se decanta favorablemente hacia la aliseda.

Además de las conclusiones de este trabajo que se exponen a continuación, parece conveniente resaltar la importancia de los organismos edáficos, de tamaño reducido, para poder explicar de modo satisfactorio el funcionamiento de los ecosistemas. Como afirma Price (1988)

algunas personas, entre las que se incluyen biólogos, están convencidas que las plantas y los animales grandes, especialmente arbustos, árboles, aves y mamíferos, son los organismos más importantes de la tierra. Este punto de vista, fundamento de lo que denomina "Ecología del Arca de Noé", ha influído en el desarrollo de muchos conceptos en Ecología General y en Biología Evolutiva. Sin embargo, nos recuerda Price, todo el trofismo de los sistemas terrestres depende del suelo y de la materia en descomposición y, por tanto, las interacciones que se dan en el entramado trófico del suelo -que muy pocos estudian- van a afectar al flujo de materia y energía a través de las cadenas y redes tróficas de los hábitat aéreos, ecosistemas convencionalmente admitidos, en nuestro caso bosquetes riparios, -que mayoritariamente se estudian-. Tendremos que preguntarnos ahora cual será la importancia de las interacciones entre los organismos del suelo, bacterias, algas, micorrizas, levaduras, protozoos, nemátodos, colémbolos, ácaros, isópodos,... en el funcionamiento del bosque ribereño de Humanes y, sobre esta base, continuar el estudio que en esta Tesis se inició.

8

CONCLUSIONES

El objetivo de este trabajo, estudiar como las entradas de nitrógeno que provienen de la fijación biológica inciden en las poblaciones de microorganismos diazotróficos y en la fertilidad del suelo, se desarrolla especialmente en el capítulo 6, "Influencia del arbolado sobre variables físicas, químicas y biológicas del suelo". Destacan las conclusiones siguientes:

1. Se aprecia una diferenciación espacial clara en la respuesta de los suelos ante la vegetación. Aparecen tres grupos bien definidos: uno formado por los árboles y el matorral de aliso, otro por el bosque mixto y la chopera y el tercero por la zona sin arbolado. Los suelos de cada uno de estos grupos presentan características físicas y químicas, y densidades y actividades de microorganismos diazotróficos semejantes. Nitrógeno total, amonio y carbono orgánico son las variables que caracterizan los suelos de las alisedas.
2. La densidad de microorganismos fijadores de nitrógeno libres es mayor en la aliseda, más en la arbórea que en el matorral. Los anaerobios abundan más que los aerobios, excepto en la chopera durante el verano. El NMP de microorganismos diazotróficos aerobios es significativamente mayor en las alisedas, mientras que los anaerobios solo son significativamente más abundantes en la aliseda arbórea. La densidad microbiana fluctúa a lo largo del año en todas las zonas, con dos máximos, en mayo o junio y en octubre, y dos mínimos, en enero o febrero y en agosto, salvo en el bosque mixto en que es en septiembre para los aerobios y en julio para los anaerobios.
3. El potencial fijador de nitrógeno medido como ARA, es muy pequeño en todos los suelos.
4. La vegetación modifica también las variables abióticas del suelo: Los suelos de la aliseda tienen las concentraciones mayores de nitrógeno total, nitrógeno amonio y carbono orgánico, mientras que la concentración mayor de nitrato aparece en el bosque mixto y en la chopera. El suelo de la zona desarbolada tiene los niveles más

bajos de nitrógeno total, amonio, nitrato y carbono orgánico. El pH más ácido se registra en los meses de invierno. El amonio tiene dos máximos, en marzo y octubre y un mínimo en enero. Los niveles de nitrato son más altos en julio y más bajos en invierno (diciembre o enero). La concentración de nitrógeno total es más elevada en otoño y más baja en verano (alisedas) y primavera (resto de las zonas).

Con respecto a las dos vías del flujo de nitrógeno estudiadas aquí y que son responsables en parte de las modificaciones ocasionadas en el suelo: degradación de la hojarasca y fijación biológica de nitrógeno (capítulos 4 y 5), debemos concluir que:

1. El desfronde de los árboles es muy importante. Los alisos aportan más hojarasca que los chopos y la dinámica de la descomposición de la hojarasca del aliso es distinta a la de los otros árboles estudiados.
2. Las concentraciones de nitrógeno total y amonio son máximas en la hojarasca de aliso y sus patrones de liberación son diferentes a los de las otras hojarascas estudiadas lo que repercute en que las alisedas tengan mayores niveles de nitrógeno total en el suelo. No hay diferencias significativas entre las concentraciones de nitrato de aliso y las otras dos, chopo y fresno, mientras que en el suelo la concentración mayor de nitrato aparece en el bosque mixto y la chopera pues el alto porcentaje de humedad en las alisedas implica un mayor lixiviado del nitrato.
3. Por la relación C/N de las hojarascas, el aliso y el fresno se comportan como especies mejorantes del suelo, mientras que el chopo, durante el proceso descomponedor, primero es acidificante, luego indiferente y al final mejorante.
4. La edad de los alisos no influye en la actividad reductora de acetileno, ya que no existen diferencias significativas entre el ARA de los árboles y la del matorral. Sin embargo los modelos de variación anual son distintos en árboles y arbustos. Hay dos máximos, en primavera (mayo) y otoño (octubre o noviembre), en los árboles y tres en los arbustos, primavera (abril), verano (junio o julio) y otoño (octubre). El bloqueo de la actividad nitrogenásica dura más en el matorral (diciembre, enero, febrero) que en los árboles (enero). El inicio del período vegetativo coincide con el comienzo de la actividad reductora de acetileno que es baja durante las primeras semanas y que se va incrementando con altibajos hasta alcanzar el máximo cuando se logra el área foliar mayor. El ARA se relaciona significativamente de forma positiva con la temperatura de las raíces, la concentración de clorofila a, b y total y la superficie foliar y de forma negativa con la intensidad luminosa bajo el dosel.
5. La fluctuación diaria del ARA, estudiada en los arbustos, presenta en verano y primavera 2 máximos, a las 7 de la mañana y a las 7 de la tarde y dos mínimos a primeras horas de la madrugada y a la 1 de la tarde; en otoño se acorta el intervalo entre los máximos, aparece uno a las 5 de la madrugada, antes de amanecer y otro a las 11 de la mañana y no aparece un mínimo bien definido.

- 6 . En la actividad reductora de acetileno del conjunto de las leguminosas aparecen diferencias significativas entre los meses y los dos años de medida. La actividad fue mayor durante el primer año. El modelo de fluctuación anual fue distinto en ambos años ya que varía la composición cuantitativa de especies y su fenología.

9

BIBLIOGRAFIA

- ABER, J. D., BOTKIN, D. B. y MELILLO, J. M. 1978. Predicting the effects of different harvesting regimes on forest floor dynamics in northern hardwoods. Can. J. Forest Research 8, 308-316.
- ABER, J. D., McCLAUGHERTY, C. A y MELILLO, J. M. 1984. Litter Decomposition in Wisconsin Forest. The Agricultural Bulletin Building. 1535 Observatory Drive. Madison.
- ABER, J. D. y MELILLO, J. M. 1980. Litter decomposition: Measuring relative contribution of organic matter and nitrogen to forest soils. Canadian Journal of Botany 58, 416-421.
- ACERO, N., PROBANZA, A., BLANCO, B. y GUTIERREZ MAÑERO, F. J. 1993. Seasonal changes in physiological groups of bacteria that participate in the nitrogen cycle in the rhizosphere of de alder. Geomicrobiology Journal 11, 133-140.
- ADAMS, M. A. y ATTIWILL, P. M. 1982. Nitrogen mineralization and nitrate reduction in forests. Soil Biol. Biochem. 14, 197-202.
- AHN, P. M. 1970. West Agrican soils. Oxford.
- AKKERMANS, A. D. L. 1971. Nitrogen Fixation and Nodulation of *Alnus* and *Hippophae* under Natural Conditions. Ph. Thesis. Univ. of Leiden. 85 pp.
- ALEXANDER, M. 1980. Introducción a la Microbiología del Suelo. A.G.T. Ed. S.A. México. 491 pp.
- ALMAZAN, A., SCHMITZ, M. F., POZUELO, J. M., OLIVER, L. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1993. Dinitrogen Fixation in a Mediterranean Pasture. En: New Horizons in Nitrogen Fixation. R. Palacios, J. Mora y W. E. Newton (eds.). Kluwer Acad. Pub. London. 704.
- ARAMBURU, A. 1989. Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Servicio Central Pub. Gobierno Vasco. Vitoria. 361pp.
- ARANDA, Y. 1989. Entradas de carbono y nitrógeno por degradación de la hojarasca en zonas arboladas de Guadalajara. Memoria de Licenciatura. Univ. Complutense. Madrid. 118 pp.
- ARANDA, Y., SERRANO, J. M. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1990. Degradación de la hojarasca de *Populus nigra* L. Rev. Ecol. Biol. Sol. 27, 395-406.
- ARNON, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant. Physiol. 24, 1-15

- ARRESE-IGOR, C., GARCIA-PLAZAOLLA, J. I., PEÑA, J. I. y APARICIO-TEJO, P. M. 1989. Inhibición de la fijación simbiótica de nitrógeno por bajos niveles de nitrato. Efecto de la inoculación con *Rhizobium* de distinta actividad nitrato-reductasa. IV Reunión Nacional de Fijación de Nitrógeno. Sevilla. Mayo. 118-119.
- BAKER, T. G. y ATTIWILL, P. M. 1984. Acetylene reduction in soil and litter from pine and eucalypt forests in south-eastern Australia. Soil Biol. Biochem. 16, 241-245.
- BECKING, J. H. 1961. Studies on nitrogen-fixing bacteria of genus *Beijerinckia*. Plant and Soil 14, 4981.
- BECKING, J. H. 1974. The family Frankiaceae. En: Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. R. E. Buchanan y N. E. Gibbons (eds.). The Williams and Wilkins Co. Baltimore. 701-706.
- BERG, B. y STAAF, H. 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition. En: Structure and Function of Northern Coniferous Forests. An Ecosystem Study. Ecol. Bull. (Stockholm) 31, 373-390.
- BERINGER, J. E. 1984. The significance of symbiotic nitrogen fixation in plant production. En: C.R.C. Reviews in Plant Sciences.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1981. Diazotrofia como técnica en agronomía y silvicultura. En: Productividad Vegetal. C. Vicente (ed.). Ed. Univ. Complutense. Madrid. 191-225.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1988. Las plantas actinorrizas y la sucesión. En: Homenaje a Pedro Montserrat. Monografías Inst. Pirenaico Ecol. 4, 435-439.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., ARANDA, Y. y SCHMITZ, M. F. 1990. Acetylene-reducing activity and nitrogen inputs in a bluff of *Elaeagnus angustifolia* L. Orsis 5, 85-89.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., BARBERO, P. y MARTIN, M. G. 1983. Doseles de aliso y crecimiento de plantas acuáticas. En: Actas del Primer Congreso Español de Limnología. N. Prat (ed.). Ed. Univ. Barcelona. 167-171.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., MIGUEL, C. y RODRIGUEZ-BARRUECO, C. 1976. A study of the capacity of soils to induce nodules in *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and *Myrica gale* L. with special reference to the specificity of the endophytes. Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur) 127A, 307-315.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., MÜLLER, A., PEREZ CORONA, E. y SCHMITZ, M. F. 1988. Plantas leñosas fijadoras de nitrógeno atmosférico y recuperación de suelos degradados por explotaciones mineras. Mem. I. Cong. Nac. Cuenca Minera de Riotinto. Riotinto. 347-362.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., MÜLLER, M. A. y SCHMITZ, M. F. 1988. Nitrogen fixation (A.R.A.) in leguminous plants of a mediterranean pasture. En: Nitrogen Fixation: Hundred Years After. H. Bothe, F. J. de Bruijn y W. E. Newton (eds.). G. Fisher. Stuttgart. 809
- BERMUDEZ DE CASTRO, F. y SCHMITZ, M. F. 1981. Variaciones diaria y estacional de la actividad nitrogenásica en *Alnus glutinosa*. Acta Salmaticensis. Ciencias. 44, 147-148.
- BERNHARD-REVERSAT, F. 1981. Participation of light and organo-mineral fractions of soil organic matter in nitrogen mineralization in a sahelian savanna soil. Zbl. Bakt. II. Abt. 136, 281-290.
- BLOM, J., ROELOFSEN, W. y AKKERMANS, A. D. L. 1981. Assimilation of nitrogen in root nodules of alder (*Alnus glutinosa*). New. Phytol. 89, 321-326.
- BOCOCK, K. L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. Journal of Ecology 52, 273-284.
- BOLLEN, W. B. y LU, K. C. 1968. Nitrogen transformations in soils beneath red alder and conifers. En: Biology of Alder. J. M. Trappe, J. F. Franklin, R. F. Tarrant y G. M. Hansen (eds.). U. S. Dep. Agric. For. Serv. Portland. Oregon. 141-148.

- BOND, G. 1976. The results of the IBP survey of root-nodule formation in non-leguminous angiosperms. En: *Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants*. P. S. Nutman (ed.). Cambridge Univ. Press. Cambridge. 443-474.
- BOND, G. 1983. Taxonomy and distribution of non-legume nitrogen-fixing systems. En: *Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications*. J. C. Gordon and C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 55-87.
- BORMANN, B. T. y DeBELL, D. S. 1981. Nitrogen content and other soil properties related to age of red alder stands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **45**, 428-432.
- BORMANN, F. H. y LIKENS, G. E. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag. New York. U.S.A.
- BREMNER, J. M. y BLACKMER, A. M. 1978. Nitrous oxide: emission from soils during nitrification of fertilizer nitrogen. *Science* **199**, 295-296.
- BREMNER, J. M. y SHAW, K. 1958. Denitrification in soil I. Methods of investigation. *Journal of Agricultural Science* **51**, 22-39.
- BRILL, W. J. 1978. Genetics and regulation on nitrogen fixation. En: *Limitations and Potentials for Biological Fixation in the Tropics*. J. Döbereiner, R.H. Burris y A. Hollaender (eds.). Plenum Press. New York. 237-245.
- BUENDIA-CLAVERIA, A.M., TEMPRANO-VERA, F., ORIVE ECHEVARRIETA, R. y RUIZ SAINZ, J. E. 1989. *Rhizobium fredii*: Las bacterias de crecimiento rápido que forman nódulos fijadores de nitrógeno en la soja. Junta de Andalucía. Consejería de Agricultura y Pesca. Dirección General de Investigación y Extensión Agrarias. Comunicaciones agrarias. Serie: Producción vegetal **6**, 48.
- BUNNELL, F. L., TAIT, D. E. N., FLANAGAN, P. W. y VAN CLEVE, K. 1977. Microbial respiration and substrate weight loss. I. A general model of the influences of abiotic variables. *Soil Biology and Biochemistry* **9**, 33-40.
- CARLYLE, J. C. y MALCOLM, D. C. 1986 a. Nitrogen availability beneath pure spruce and mixed larch + spruce stands growing on a deep peat I. Net mineralization measures by field and laboratory incubations. *Plant and Soil* **93**, 95-113.
- CARLYLE, J. C. y MALCOLM, D. C. 1986 b. Nitrogen availability beneath pure spruce and mixed larch + spruce stands growing on a deep peat II. A comparison of N availability as measured by plant uptake and long-term laboratory incubations. *Plant and Soil* **93**, 115-122.
- CASTILLO, F. y CARDENAS, J. 1987. Fijación biológica del nitrógeno. En: *Investigación y Ciencia* , 88-96.
- CATALAN, J. C. 1965. Estudio químico-sedimentológico de algunos afluentes del Tajo. C.S.I.C. Madrid. 137 pp.
- CATALAN, J. y ALONSO PASCUAL, J. J. 1963. Estudio químico y geoquímico del río Sorbe, afluente del Henares. Centro de Estudios, Investigación y Aplicaciones del Agua.
- CEBALLOS, L. y RUIZ DE LA TORRE, J. 1979. *Arboles y Arbustos de la España Peninsular*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Sección Publicaciones. Ciudad Universitaria. Madrid. 512 pp.
- CHAN, Y. K. 1986. Utilization of simple phenolics for dinitrogen fixation by soil diazotrophic bacteria. *Plant and Soil* **90**, 141-150.
- CHAPMAN, K., WHITTAKER, J. B. y HEAL, O. W. 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stand. *Agriculture Ecosystems and Environment* **24**, 33-40.
- CLARK, F.E., COLE, C. V. y BOWMAN, R. A. 1980. Nutrient cycling II. Systems synthesis. En: *Grassland, Systems, Analysis and Man*. A. Breymer y G. M. van Dyne (eds.) Cambridge Univ. Press. Cambridge. 659-712.

DELPHIN, J. E. 1986. Evaluation du pouvoir minéralisateur des sols agricoles en fonction de leurs caractéristiques physico-chimiques. Agronomie 6, 453-458.

DILLY, O., WACHENDORF, C., IRMLER, U. y MUNCH, J. C. 1993. Biological parameters of alder litter decomposition in the bornhöved lakes region-northern Germany. Abstracts XI International Symposium on environmental Biogeochemistry. Salamanca.

DIXON, R. O. D. y WHEELER, C. T. 1983. Biochemical, physiological and environmental aspects of symbiotic nitrogen fixation. En: Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems : Foundations and Applications. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 107-171

DÖBEREINER, J. 1974. Nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere. En: The Biology of Nitrogen Fixation. A. Quispel (ed.). North-Holland Publ. Co. and Oxford: Plenum Press. Amsterdam. 86-120.

DÖBEREINER, J. 1977. Physiological aspects of N₂ fixation in grass-bacteria associations. En: Recent Developments in Nitrogen Fixation. W. Newton, J. R. Postgate, C. Rodriguez-Barrueco (eds.). Academic Press. London. 513-522.

DÖBEREINER, J. 1978. Influence of environmental factors on the occurrence of *Spirillum lipoferrum* in soils and roots. En: Environmental Role of Nitrogen-Fixing Blue-Green Algae and Asymbiotic Bacteria. U. Granhall (ed.). Swedish Nat. Sci. Res. Co. Stockholm. Ecol. Bull. 26, 343-352.

DÖBEREINER, J. y CAMPELO, A. B. 1971. Non-Symbiotic nitrogen-fixing bacteria in tropical soils. Plant and Soil. Special Vol., 457-470.

DÖBEREINER, J. y DAY, J. M. 1975. Nitrogen fixation in the rhizosphere of tropical grasses. En: Nitrogen Fixation by Free-Living Micro-Organisms. W. D. P. Stewart (ed.). International Biological Programme 6. Cambridge University Press. Cambridge. 85-100.

DÖBEREINER, J., REIS, V. M., PAULA, M. A. y OLIVARES, F. 1993. Endophyte diazotrophs in sugar cane, cereals and tuber plants. En: New Horizons in Nitrogen Fixation. R. Palacios, J. Mora y N. E. Newton (eds.). Kluwer Acad. Pub. Dordrecht. 671-676.

DUCHAUFOR, Ph. 1975. Manual de Edafología. Toray-Masson. Barcelona.

DUVIGNEAUD, P. y DENAEYER-DE SMET, S. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forest. En: Analysis of Temperate Forest Ecosystems. D. E. Reichle (ed.). Berlin. Springer-Verlag. 199-225.

EDMONDS, R. L. 1980. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, western hemlock and Pacific silver fir ecosystems in western Washington. Can. J. For. Res. 10, 327-337.

EREGOVA, S. V. y KALININSKAYA, T.A. 1981. Nitrogen fixation in a native Norway spruce forest and derivative forest types of Moscow district. Lesovedenie 5, 31-37.

ESCARRE, A., GARCIA, C., RODA, F. y TERRADAS, J. 1984. Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo. Investigación y Ciencia 95, 68-78.

ESCUDERO, A., GARRIDO, M. V. y MATIAS, M. D. 1987. Decay curves of leaf litter from evergreen and deciduous tree species. Acta Oecologica. Oecol. Plant. 8 (22), 81-90.

ESCUDERO, A., GARRIDO, M. V., MATIAS, M. D. y DEL ARCO, J. M. 1988. Litter decomposition and nutrient dynamics in different environments in a open woodland. En: Vegetation Structure in Relation to Carbon and Nutrient Economy. J. T. A. Berhoeven, G. W. Heil and M. J. A. Werger (eds.). SPPB Academic Publishing, The Hague. The Netherlands. 61-67.

ESTEBAN, M. L. 1983. Descripción y estudio diazotrófico del bosque de *Elaeagnus angustifolia* L. de Valdemoro (Madrid). Memoria de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid. 146 pp.

- EVANS, L. S., LEWIN, K. F. y VELLA, F. A. 1980. Effect of nutrient medium pH on symbiotic nitrogen fixation by *Rhizobium leguminosarum* and *Pisum sativum*. Plant and Soil **56**, 71-80.
- FENN, L. B. y KISSEL, D. E. 1976. The influence of cation exchange capacity and depth of incorporation on ammonia volatilization from ammonium compounds applied to calcareous soils. Soil Science Soc. Amer. J. **40**, 394-398.
- FLAIG, W. 1971. Organic compounds in soil. Soil Sci. **111**, 19-33.
- FLOATE, M. J. 1970. Decomposition of organic materials from hill soils and pastures. Soil Biol. Biochem. **2**, 173-185, 187-196 y 275-283.
- FOCHT, D. D. y VERSTRAETE, W. 1977. Biochemical ecology of nitrification and denitrification. En: *Advances in Microbial Ecology*. Vol. 1. M. Alexander (ed.). Plenum Press. New York. 135-214.
- FOGEL, R. y CROMACK, K. Jr. 1977. The effect of habitat and substrate quality on Douglas-fir litter decomposition in Western Oregon. Canadian Journal of Botany **55**, 1632-1640.
- FONT QUER, P. 1973. Plantas medicinales. El Dioscórides renovado. Ed. Labor, S.A. Barcelona. 1033 pp.
- FORTEZA DEL REY, M. 1981. Caracterización Agroclimática de la Provincia de Guadalajara. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid. 145 pp.
- FRANCIS, A. J. 1982. Effects of acidic precipitation and acidity on soil microbial processes. Water Air Pollut. **18**, 375-394.
- FRANKLIN, J. F., DRYNESS, C. T., MOORE, D. G. y TARRANT, R. F. 1968. Chemical soil properties under coastal Oregon stands of alder and conifers. En: *Biology of Alder*. J. M. Trappe, J. F. Franklin, R. F. Tarrant y G. M. Hausen (eds.). U. S. D. A. Portland. 157-178.
- FRAZER, D. W., McCOLL, J. G. y POWERS, R. F. 1990. Soil nitrogen mineralization in a clearcutting chronosequence in a Northern California conifer forest. Soil Sci. Soc. Am. J. **54**, 1145-1152.
- FRENEY, J. R., SIMPSON, J. R. y DENMEAD, O. T. 1981. Ammonia volatilization. En: *Terrestrial Nitrogen Cycles*. F. E. Clark y T. Roesowall (eds.). Ecol. Bull. (Stockholm) **33**, 291-302.
- FROGATT, P. J., KEAY, P. J., WITTY, J. F., DART, P. J. y DAY, J. M. 1973. Algal nitrogen fixation in Rothamsted field. Rep. Roth. Exp. Stat. **1972**, 87.
- FUENTE, V. 1985. Vegetación orófila del occidente de la provincia de Guadalajara (España). Lazaroa **8**, 123-219.
- GALLARDO, J. F., SANTA REGINA, I. y SAN MIGUEL, C. 1989. Evolución estacional de la composición mineral en tres ecosistemas forestales de la Sierra de Béjar (Provincia de Salamanca). Options Medit. A **3**, 157-161.
- GARCIA, A. 1981. Experimentos en Microbiología del Suelo. Compañía Editorial Continental S.A. México. 75 pp.
- GARCIA ROLLAN, M. 1981. Claves de la Flora de España (Península y Baleares). Volumen I. Pteridofitas, Gimnospermas, Dicotiledóneas (A-J). Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 675 pp.
- GARCIA ROLLAN, M. 1983. Claves de la Flora de España (Península y Baleares). Volumen II. Dicotiledóneas (L-Z) y Monocotiledóneas. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 764 pp.
- GIBSON, A. H. y JORDAN, D. C. 1983. Ecophysiology of nitrogen-fixing systems. En: *Encyclopedia of Plant Physiology*. O. Lange, P. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). Berlin. 302-390.
- GONZALEZ, M. I. M. y GALLARDO, J. F. 1982. El efecto hojarasca: una revisión. Anales de Edafología y Agrobiología. Tomo XLI, 5-6, 1129-1157.

- GORDON, J. C. 1983. Silvicultural systems and biological nitrogen fixation. En: Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications. J. C. Gordon y C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff / Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 1-6.
- GRANHALL, U. 1981. Biological nitrogen fixation in relation to environmental factors and functioning of natural ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm). 33, 131-145.
- GRANHALL, U. y LINDBERG, T. 1980. Nitrogen input through biological nitrogen fixation. En: Structure and Function of Northern Coniferous Forest. An Ecosystem Study. T. Persson (ed.). Ecol. Bull. (Stockholm) 32, 333-340.
- GRANHALL U. y SELANDER, H. 1973. Nitrogen fixation in a subarctic mire. Oikos 24, 8-15.
- GROVE, T. L., RIHA, S. J. y BOULDIN, D.R. 1988. Relating nutrient and water uptake models to biotic interactions, nutrient cycling and plant growth. Agriculture Ecosystems Environment 24, 361-368
- GROVE, T. S., O'CONNELL, A. M. y MALAJCZUK, N. 1980. Effects of environmental factors and assay procedures on rates of acetylene reduction in eucalypt litter. En: Managing Nitrogen Economics of Natural and Man Made Forest Ecosystems. R. A. Rummery and F. J. Hingston (eds.). CSIRO. Division of Land Resources Management, Floreat Park, W. A. 179-188.
- GUTIERREZ MAÑERO, F. J. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1983. Modificaciones de la microflora edáfica del ciclo del nitrógeno bajo *Myrica gale* L. Anales de Edafología y Agrobiología. Tomo XLII, 7-8, 1233-1244.
- HAINES, B. L. 1977. Nitrogen uptake. Apparent pattern during old field succession in southeastern U. S. Oecologia (Berlin) 26, 295-303.
- HARDISSON, C., SALA-TREPAT, J. M. y STAINER, R. Y. 1969. Pathways for the oxidation of aromatic compounds by *Azotobacter*. J. Gen. Microbiol. 59, 1-11.
- HARDY, R. W. F., BURNS, C. R. y HOLSTEN, R. D. 1971. Applications of the acetylene-ethilene assay for measurement of nitrogen fixation. Soil Biol. Biochem. 5, 47-81.
- HARMAN, H. H. 1967. Modern factor analysis. Univ. Chicago Press. Chicago. 133 pp.
- HAYES, A. J. 1965. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. J. Soil Sci. 16, 121-140 y 242-257.
- HEAL, O. W., LATTE, P. J. y HOWSON, G. 1978. A study of the rates of decomposition of organic matter. En: Production Ecology of British Moor and Montane Grasslands. O. W. Heal y D. F. Perkins (eds.). Springer-Verlag. Berlin. Germany. 136-159.
- HENDERSON, G. S. y HARRIS, W. F. 1975. An ecosystem approach to characterization of the nitrogen cycle in a deciduous forest watershed. En: Forest Soils and Land Management. B. Bernier y C. F. Winget (eds.). Quebec: Les Presses de L'Université Laval. 179-193.
- HENRIKSSON, E. 1980. Kvävefixering hos Lavar. En: Processer i Kvävet's Kretslopp. T. Rosswallt (ed.). Stat Naturv Rap 1213. Solna Sweden 74-77.
- HENSLEY, D. L. y CARPENTER, P. L. 1979. The effect of temperature on N₂ fixation (C₂H₂ reduction) by nodules of legumes and actinomycete-nodulated woody species. Bot. Gaz. 140: 558-564.
- IGUAL, J. M. 1996. Efectos del aluminio y del estrés salino sobre el crecimiento, nutrición y fijación simbiótica del nitrógeno en especies de la Fam. *Casuarinaceae*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca. 197 pp.
- JANSSON, P. E. y BERG, B. 1985. Temporal variation of litter decomposition in relation to simulated soil climate long-term decomposition in a Scots pine forest. V. Can. J. Bot. 63, 1008-1016.

- JENKINSON, D. S. 1971. The accumulation of organic matter in soil left incubated. Rep. Roth. Exp. Stat. 1970, 113-137.
- JOHNSON, D. W. y EDWARDS, N. T. 1978. The effects of stem girdling on biogeochemical cycles within a mixed deciduous forest in eastern Tennessee. II. Soil nitrogen mineralization and nitrification rates. Bull. Ecol. Soc. Amer. 59, 63 (Abstract).
- KAUSHIK, N. K. y HYNES, H. B. N. 1971. The fate of dead leaves that fall into streams. Archiv. für Hydrobiologie 60, 465-515.
- KEENEY, D.R. 1980. Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: A literature review. Forest Science 26, 159-171.
- KELLMAN, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. Journal of Ecology 67, 565-577.
- KIMOW, A. y DEBRON, J. J. 1989. Hydrogen metabolism and nitrogen fixation of soybean (*Glycine max* L.) inoculated with different strains of *Rhizobium spp.* Biol. Fertil. Soils. 7, 259-262.
- KJELDAHL, J. 1883. A new method for the determination of nitrogen organic matter. Z. Anal. Chem. 22, 366.
- KJOLLER, A. y STRUWE, S. 1980. Microfungi of decomposing red alder leaves and their substrate utilization. Soil Biol. Biochem. 12, 425-431.
- KNOWLES, R. 1982. Free living dinitrogen-fixing bacteria. En: Methods of Soil Analysis Part 2, 2nd edition, number 9. Agronomy. A.L. Page (ed.). American Society of Agronomy, Inc. Soil Science Society of America Inc. Publisher Madison, Wisconsin USA, 1071-1092.
- KROTZKY, A., BERGGOLD, K. y WERNER, D. 1986. Soil Biol. Biochem. 18, 201-207.
- LAMB, D. 1980. Soil nitrogen mineralization in a secondary rainforest succession. Oecologia (Berlin) 47, 257-263.
- LEWIS, D.H. 1975. Comparative aspects of the carbon nutrition of mycorrhizas. En: Endomycorrhizas. F.E. Sanders, B. Mosse y P. B. Tinker (eds.). Academic Press. London. 119-148.
- LINE, M. A. y LOUTIT, M. W. 1971. Non-symbiotic fixing organisms from some New Zealand tussock-grassland soils. J. Gen. Microbiol. 66, 309-318.
- LLINARES, F. 1993. Regulación del ciclo del nitrógeno a nivel edáfico por *Elaeagnus angustifolia* L. y *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Tesis Doctoral. Univ. Compl. Madrid. 251 pp.
- LUTZ, H. J. y CHANDLER, R. F. Jr. 1946. Forest soils. John Wiley and Sons Inc. New York.
- MAGGS, J. y HEWETT, R. K. 1986. Nitrogenase activity (C₂H₂ reduction) in the forest floor of a *Pinus elliotii* plantation following superphosphate addition and prescribed burning. Forest Ecology and Management 14, 91-101.
- MALHI, S. S. y MCGILL, W. B. 1982. Nitrification in three Alberta soils: effect of temperature, moisture and substrate concentration. Soil Biol. Biochem. 14, 393-399.
- MAPA DE SUELOS DE LA PROVINCIA DE GUADALAJARA. 1970. Escala 1:250.000. C.S.I.C.
- McCLAUGHERTY, C. A., ABER, J. D. y MELILLO, J. M. 1984. Decomposition dynamics of fine roots in forested ecosystems. Oikos 42, 378-386.
- McCLAUGHERTY, C. A., PASTOR, J., ABER, J. D. y MELILLO, J. M. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. Ecology 66 (1), 266-275.

- McCRADY, M. H. 1918. Tables for rapid interpretation of fermentation tube results. Con. J. Pub. Health 9, 20.
- MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology 59, 465-472
- MELILLO, J. M. 1977. Mineralization of Nitrogen in Northern Forest Ecosystems. Ph. D. Thesis. Yale University. 136 pp.
- MELILLO, J. M. 1981. Nitrogen cycling in deciduous forest. En: Terrestrial Nitrogen Cycles. F. E. Clark y T. Rosswall (eds.). Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 427-442.
- MELILLO, J. M. y ABER, J.D. 1983. Nutrient immobilization in decaying litter: an example of carbon-nutrient interactions. En: *Trenas in Ecological Research for the 1980 o' 1983*. W. K. Lavenroth, G.V. Skogerboe y M. Flug (eds.). Elsevier, Amsterdam. 193-215.
- MELILLO, J. M., ABER, J. D. y MURATORE, J. F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology 63, 621-626.
- MERINO, E. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1982. Estudios en ecosistemas diazotróficos (I). Alisedas en la Cuenca del río Alberche. Boletín de la Estación Central de Ecología. Vol. 11. 21, 19-29.
- MIGUEL, C. 1978. Estudio de diversos factores reguladores de la nodulación y diazotrofia de plantas no-leguminosas. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca. 383 pp.
- MIKOLA, P., UOMALA, P. y MÄLKÖNEN, E. 1983. Application of biological nitrogen fixation in european silviculture. En: *Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications*. J. C. Gordon y C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 279-294.
- MILHAM, P. J., AWAD, A. S., PAULL, R. E. y BULL, J. E. 1970. Analysis of plants, soils, and waters for nitrate by using an ion-selective electrode. Analyst. 95, 751-757.
- MILLER, H. G. 1982. Nutrient Cycling in Alder. Silvicultural implications in intensively managed plantations. Inst. Energy Agency. JAB-21. Aberdeen.
- MINCHIN, F. R. 1989. Oxygen diffusion in nodules and nodule functioning. IV Reunión Nacional de Fijación de Nitrógeno. Sevilla. 29-32.
- MINCHIN, F. R., SHEEHY, J. E. y WITTY, J. H. 1986. Further errors in acetylene reduction assay. Effects on plant disturbance. J. Exp. Bot. 37, 1581-1591.
- MINCHIN, F. R., WITTY, J. F. y MYTTON, L. R. 1994. Reply to "measurement of nitrogenase activity in legume root nodules: In defense of the acetylene reduction assay" by J. K. Vessey. Plant and Soil 158, 163-167.
- MINCHIN, F. R., WITTY, J. F., SHEEHY, J. E. y MÜLLER, M. 1983. A major error in the acetylene reduction assay: Decreases in nodular nitrogenase activity under assay conditions. J. Exp. Bot. 34, 641-649.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1977. Mapa de Cultivos y Aprovechamientos. Jadraque (Guadalajara). Escala 1:50.000. 34 pp.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA, PESCA Y ALIMENTACION. 1986. Mapa de Cultivos y Aprovechamientos de la Provincia de Guadalajara. Escala 1:200.000. 164 pp.
- MITCHELL, A. 1979. Guía de campo de los árboles de Europa. Omega. 558 pp.
- MONSALVE, M. A., MÜLLER, A., PEREZ CORONA, E., SCHMITZ, M. F. Y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1988. Fijación de nitrógeno en leguminosas espontáneas de encinares mediterráneos adherados. Resúmenes Cong. Mundial sobre bosque y matorral mediterráneos. Cáceres. 55.
- MONTES, R. A. y CHRISTENSEN, N. L. 1979. Nitrification and succession in the Piedmont of North Carolina.. Forest Science 25, 287-297.

- MONTOYA, J. M. 1982. Efectos del arbolado de las dehesas sobre los factores ecológicos que actúan a nivel del sotobosque. An. I.N.I.A. Ser. For. 5, 61-85.
- MORO, M. J. 1992. Desfronde, descomposición y fijación de nitrógeno en un ecosistema con repoblación joven de coníferas y matorral de *Cistus laurifolius* y *Adenocarpus decorticans* en la Sierra de Filabres (Almería). Tesis Doctoral. Univ. de Alicante. 463 pp.
- MORO, M. J., DOMINGO, F. Y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1992. Acetylene reduction activity (ARA) by the shrub legume *Adenocarpus decorticans* Boiss. in Southern Spain (Almería). Acta Oecologica 13, 325-333.
- MORO, M. J., DOMINGO, F. Y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1994. Flujos de materia orgánica y nitrógeno en dos arbustos mediterráneos estudiados en una microcuenca en Sierra de Filabres (Almería). En: Biogeoquímica de Ecosistemas. J. F. Gallardo (ed.). C. Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Castilla y León. Valladolid. 217-231.
- MOTTET, S. y HAMM, J. 1970. Árboles y arbustos ornamentales. Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 300 pp.
- MULDER, E. G. y BROTONEGORO, S. 1974. Free living heterotrophic nitrogen-fixing bacteria. En: The Biology of Nitrogen Fixation. A. Quispel (ed.). North-Holland Publ. Co. and Oxford: Plenum Press. Amsterdam. 37-85.
- NELSON, L. M. y EDIC, S.A. 1988. Effect of nitrate on nitrogen fixation and nodule carbohydrate and organic acid concentrations in pea mutants deficient in nitrate reductase. Physiol. Plant. 73, 534-540.
- NIOH, I. 1980. Nitrogen fixation associated with the leaf litter of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) of various decomposition stages. Soil Sci. Plant Nutr. 26, 117-126.
- NÖMMIK, H. y VAHTRAS, K. 1982. Retention and fixation of ammonium and ammonia in soils. En: Nitrogen in Agricultural Soils. F.J. Stevenson (ed.). Agronomy monographs 22. Agronomy Society of America. Madison. 123-171.
- NYE, P. H. Y STEPHENS, D. 1962. Soil fertility. En: Agriculture and Land Use in Ghana. J. B. Wills (ed.). Accra 1962, 127-143.
- OLIVER, L. E. 1990. Entradas de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo. Tesis Doctoral. Univ. Complutense. Madrid. 265 pp.
- OLIVER, L. E. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1996. Fijación libre de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo. Bol. R. S. E. Hist. Nat. (en prensa).
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44, 322-331.
- PARKER, G. G. 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. Adv. Ecol. Res. 13, 58-121.
- PASTOR, J., ABER, J. D., McCLAUGHERTY, C. A. y MELILLO, J. M. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island. Wisconsin. Ecology 65(1), 256-268.
- PATE, J. S. 1976. Physiology of the reaction of nodulated legumes to environment. En: Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants. P.S. Nutman (ed.). Cambridge Univ. Press. Cambridge. 335-360.
- PATRIQUIN, D. y KNOWLES, R. 1972. Nitrogen fixation in the rhizosphere of marine angiosperms. Marine Biol. 16, 49-58.
- PEREZ HERNANDEZ, M. C. 1985. Fluctuaciones estacionales de los microorganismos amonificantes, nitrificantes y desnitrificantes. Estudio en el Valle del Lozoya. Memoria de Licenciatura. Fac. de Biología. Univ. Compl. Madrid. 119 pp.

- PEREZ HERNANDEZ, M. C., MÜLLER, A. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1989. Regulación de microorganismos del ciclo del nitrógeno por *Alnus glutinosa*. Studia Oecologica 6, 245-263.
- PEREZ HERNANDEZ, M. C., GUTIERREZ MAÑERO, F. J., POZUELO GONZALEZ, J. M. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1989. Entradas biológicas de nitrógeno en un bosque ribereño. Análisis del ARA. Options Méditerranéennes. Serie Seminaires 3, 207-210.
- POCHON, J. y TARDIEUX, P. 1962. Techniques d'analyse en Microbiologie du Sol. Editions de la Tourelle. St. Mandè. 108 pp.
- POWERS, R. F. 1990. Nitrogen mineralization along an altitudinal gradient: interactions of soil temperature, moisture and substrate quality. Forest Ecol. and Manag. 30, 19-29.
- POZUELO, J. M. 1991. Estudio de grupos funcionales de microorganismos edáficos en la rizosfera de *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Tesis Doctoral. Univ. Compl. Madrid. 264 pp.
- POZUELO GONZALEZ, J. M., GUTIERREZ MAÑERO, F. J., PROBANZA, A., ACERO, N. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1995. The effect of alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) roots on distribution of proteolytic, ammonifying and nitrifying bacteria in soil. Geomicrobiology Journal 13
- PRICE, P. W. 1988. An overview of organismal interactions in ecosystems in evolutionary and ecological time. Agriculture Ecosystems and Environment 24, 369-377.
- PURCHASE, B. S. 1974 a. Evaluation of the claim that grass root exudates inhibit nitrification. Plant and Soil 41, 527-539.
- PURCHASE, B. S. 1974 b. The influence of phosphate deficiency on nitrification. Plant and Soil 41, 541-547.
- RAMIREZ, L., GARCIA NOVO, F. y MERINO, J. 1976. On the ecological interpretation of principal components in factor analysis. Oecol. Plant. 11(2), 137-141.
- RAPP, M., LE CLERC, M. C. y LOSSAINT, P. 1979. The nitrogen economy in a *Pinus pinea* L. stand. Forest Ecology and Management 2, 221-231.
- RAYNER, A. D. M. y BODDY, L. 1986. Population structure and the infection biology of wood-decay fungi in living trees. Advances in Plant Pathology 5, 119-160.
- RAYNER, A. D. M., BODDY, L. y DOWSON, C. G. 1987. Genetic interactions and developmental versatility during establishment of decomposer basidiomycetes in wood and tree litter. En: Ecology of Microbial Communities. M. Fletcher, T.R.G. Gray y J.G. Jones (eds.). 83-123.
- REMACLE, J. y DE LEVAL, J. 1975. L'application des indices de richesse et d'activité pour la caractérisation microbiologique des sols. Rev. Ecol. Biol. Sol. 12, 193-199.
- REUSS, J. O. 1971. Soils of grassland biome sites. En: Preliminary Analysis of Structure and Function in Grasslands. N. R. French (Ed.). Range Sci. Dep. Sci. Colorado St. Univ. Colorado. 35-39.
- REUSS, J. O. 1976. Chemical and biological relationships relevant to the effects of acid rainfall of the soil-plant system. Water, Air and Soil Pollution 7, 461-478.
- RICE, E. L. 1974. Allelopathy. New York. Academic Press. 353 pp.
- RICE, E. L. y PANCHOLY, S. K. 1972. Inhibition of nitrification by climax ecosystems. American Journal of Botany 59, 1033-1040.
- ROBERTSON, G. P. Y VITOUSEK, P. M. 1981. Nitrification potentials in primary and secondary succession. Ecology 62, 376-386.

- RODIN, L. E. y BAZILEVICH, N. J. 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver y Boyd. Londres.
- RODRIGUEZ-BARRUECO, C. 1968. The Occurrence of the root-nodule Endophytes of *Alnus glutinosa* and *Myrica gale* in soils. J. Gen. Microbiol. 52, 189-194.
- RODRIGUEZ-BARRUECO, C, MIGUEL C. y SUBRAMANIAM, P. 1984. Seasonal fluctuations of the mineral concentration of Alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) from the field. Plant and Soil 48, 201-208.
- RODRIGUEZ-BARRUECO, C., SEVILLANO GARCIA, F. y SUBRAMANIAM, P. 1985. Fijación biológica de nitrógeno. En: La Fijación de Nitrógeno Atmosférico. Una Biotecnología en la Producción Agraria. Temas Monográficos. Centro de Edafología y Biología Aplicada. (C.S.I.C.). Excmo. Diputación Provincial Salamanca.
- ROSKOSKI, J. P. 1981. Comparative C₂H₂ reduction and ¹⁵N₂ fixation in deciduous wood litter. Soil Biol. Biochem. 13, 83-85.
- ROSSWALL, T. 1976. The internal nitrogen cycle between microorganisms, vegetation, and soil. En: Nitrogen, Phosphorus, and Sulphur-Global Cycles. B. H. Svensson y R. Söderlund (eds.). SCOPE Report 7. Ecol. Bull. (Stockholm) 22, 157-167.
- ROSSWALL, T. y PAUSTIAN, K. 1984. Cycling of nitrogen in modern agricultural systems. Plant and Soil 76, 3-21.
- SAHRAWAT, K. L. 1979. Nitrogen losses in rice soils. Fert. News 24, 38-48.
- SAHRAWAT, K. L. 1982. Nitrification in some tropical soils. Plant and Soil 65, 281-286.
- SANTA REGINA, I., SAN MIGUEL, C. Y GALLARDO, J. F. 1986. Evolución y velocidad de descomposición de la hojarasca en tres bosques de la Sierra de Béjar (Salamanca). Anuario C.E.B.A.S. C.S.I.C. Salamanca 11, 217-231.
- SCHLESINGER, W.H. 1985. Decomposition of chaparral shrub foliage. Ecology 66(4), 1353-1359.
- SCHMITZ, M. F. 1990. Análisis de la variación de microorganismos edáficos y de la fijación de nitrógeno en un pasto mediterráneo. Tesis Doctoral. Univ. Compl. Madrid. 308 pp.
- SCHMITZ, M. F., ARANDA, Y., ESTEBAN, M. L. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1990. Nodulación de *Elaeagnus angustifolia* L. en el bosque de Valdemoro (Madrid). Ecología 4, 121-129.
- SCHMITZ, M. F. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1982. Estudios en ecosistemas diazotróficos (II). Alisedas del Noroeste de Guadalajara. Boletín de la Estación Central de Ecología. Vol. 11. 22. 23-35.
- SCHMITZ, M. F., YUSTE, P., BERMUDEZ DE CASTRO, F. y PINEDA, F. D. 1989. Microorganisms of carbon and nitrogen cycles: variation during succession in a Mediterranean pasture. Rev. Ecol. Biol. Sol 26(4), 371-389.
- SCHMITZ, M. F., YUSTE, P., GUTIERREZ MAÑERO, F. J. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1983. Variaciones primaverales en la actividad nitrogenásica y fenológica de alisedas riparias en la Submeseta Sur. En: Avances sobre la Investigación en Bioclimatología. A. de Pablos (ed.). C.S.I.C. Zaragoza. 273-280.
- SCHWINTZER, C. R., BERRY, A. M. Y DISNEY, L. D. 1982. Seasonal patterns of root nodule growth, endophyte morphology, nitrogenase activity and shoot development in *Myrica gale*. Can J. Bot. 60, 746-757.
- SELLSTEDT, A. 1986. Nitrogen and carbon utilization in *Alnus incana* fixing N₂ or supplied with NO₃⁻ at the same rate. Journal of Experimental Botany. Vol. 37, 179, 786-797.
- SEVILLANO, F., SUBRAMANIAM, P. y RODRIGUEZ-BARRUECO, C. 1987. Efecto de la concentración de oxígeno sobre la actividad reductora de acetileno en leguminosas y plantas actinorrhizas. III Reunión Nacional de Fijación de Nitrógeno. Pamplona. Mayo. 50-51.

- SHARMA, E y AMBASHT, R. S. 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the eastern Himalaya. Journal of Ecology **75**, 997-1010.
- SILVESTER, W. B. 1977. Dinitrogen fixation by plants associations excluding legumes. En: A Treatise on Dinitrogen Fixation. IV. Agronomy and Ecology. R. W. F. Hardy y H. A. Gibson (eds.). J. Wiley y Sons. New York. 141-190.
- SILVESTER, W. B. 1978. Nitrogen fixation and mineralization in Kauri (*Agathis australis*) forest in New Zealand. En: Microbial Ecology. M. W. Loutit and J. A. R. Miles (eds.). Springer. Berlin. 138-143.
- SILVESTER, W. B. 1983. Analysis of nitrogen fixation. En: Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications. J. C. Gordon y C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff / Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 173-212.
- SILVESTER, W. B. y BENNETT, K. J. 1973. Acetylene reduction by roots and associated soil of New Zealand conifers. Soil Biol. Biochem. **5**, 171-179.
- SINGH, J. S. y GUPTA, S. R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. Botanical Review **43**, 449-528.
- SÖDERLUNG, R. y SVENSSON, B. H. 1976. The global nitrogen cycle. En: Nitrogen, Phosphorus and Sulphur-Global Cycles. B. H. Svensson y R. Söderlund (eds.) SCOPE. Report 7. Ecol. Bull. (Stockholm) **22**, 23-73.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1979. Biometría. H. Blume (ed.). 832 pp.
- SPRENT, J. I. y SPRENT, P. 1990. Nitrogen-Fixing Organisms: Pure and Applied Aspects. Champman y Hall (eds.). London.
- STEIN, P. L. y DELWICHE, C. C. 1970. Nitrogen fixation by non-symbiotic microorganisms in some California soils. Environ. Sci. Technol. **4**, 1122-1128.
- STEVENSON, F.J. 1982. Humus chemistry-genesis, composition, reactions. John Wiley and Sons. New York.
- STEWART, W. D. P. 1974. Blue-green algae. En: The Biology of Nitrogen Fixation. A. Guispel (ed.), North Holland. Pub. Co. Amsterdam. 202-237.
- STRATEN, J. y SCHMIDT, E. L. 1975. Action of water in depressing acetylene reduction by detached nodules. App. Microbiol. **29**, 432-434.
- SWIFT, M. J., HEAL, O. W. y ANDERSON, J. M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press. Berkeley. California. U.S.A.
- TARRANT, R. F. y TRAPPE, J. M. 1971. The role of *Alnus* in improving the forest environment. Plant Soil (special volumen), 335-348.
- TIESSEN, H., STEWART, J. W. B. y HUNT, H. W. 1984. Concepts of soil organic matter transformations in relation to organo-mineral particle size fractions. Plant and Soil **76**, 287-295.
- TRINICK, M. J. 1979. Structure of nitrogen-fixing nodules formed by *Rhizobium* on roots of *Parasponia andersonii*. Planch. Can. J. Microbiol. **25**, 565-578.
- UNAMBA-OPARAH, I. 1982. Comparison of the carbon and nitrogen contents and their relationships to other soil properties in some important soils of Southeastern Nigeria. Beiträge trop. Landwirtsch. Veterinärmed **20**, 167-176.
- VANCE, E. D., HENDERSON, G. S. y BELVING, D.G. 1983. Non-symbiotic nitrogen fixing in an oak-hickory forest following long-term prescribed burning. Soil Sci. Soc. Am. J. **47**, 134-137.

- VELASCO, F. y LOZANO, J. M. 1979. Cambios sinecológicos de la microflora telúrica asociados a las repoblaciones forestales con especies exóticas. An. Edafol. Agrobiol. **38**, 871-879
- VESSEY, J. K. 1994. Measurement of nitrogenase activity in legume root nodules: In defense of the acetylene reducing assay. Plant and Soil **158**, 151-162.
- VITOUSEK, P. M., GOSZ, J. R., GRIER, C. C., MELILLO, J. M. y REINERS, W. A. 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. Ecological Monographs **52** (2), 155-177.
- VITOUSEK, P. M. y MELILLO, J. M. 1979. Nitrate losses from disturbed forests: patterns and mechanisms. For. Sci. **25**, 605-619.
- VLASAK, K. 1970. Total soil nitrogen and nitrogen mineralization. Plant and Soil **32**, 27-32.
- VLASAK, K., PAUL, E. A. y HARRIS, R. 1973. Assessment of biological fixation in grassland and associated sites. Plant and Soil **38**, 637-649.
- WALKLEY, A. y BLACK, I. A. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. Soil Sci. **37**, 29-38.
- WHEELER, C. T. y BOWES, B. G. 1974. Effects of light and darkening upon nitrogen fixation in root nodules of *Alnus glutinosa* in relation to their cytology. Z. Pflanzenphysiol. **71**, 71-75.
- WHEELER, C. T., McLAUGHLIN, M. E. y STEELE, P. 1981. A comparison of symbiotic nitrogen fixation in Scotland in *Alnus glutinosa* and *Alnus rubra*. Pl. Soil **61**, 169-188.
- WHITTAKER, R. H. 1975. Communities and Ecosystems. McMillan Pub. Co. Inc. New York. London. 385 pp.
- WONG, P. P. Y BURRIS, R. H. 1972. Nature of oxygen inhibition of nitrogenase from *Azotobacter vinelandii*. Proc. Acad. Sci. U.S.A. **69**, 672-675.
- WOLLUM, A. G. y DAVEY, C. B. 1975. Nitrogen accumulation, transformation, and transport in forest soils. En: Forest Soils and Forest Land Management. B. Bernier and C. H. Winget (eds.). Proceedings of the Fourth North American Forest Soils Conference. Quebec. Laval University Press. 67-106.
- WOODS, L. E., COLE, C. V., ELLIOTT, E. T., ANDERSON, R. V. y COLEMAN, D. C. 1982. Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaunal interactions. Soil. Biol. Biochem. **14**, 93-98